SÉRIE A, N° 4089
N° D'ORDRE :
4940

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yves DEMARLY

1re THÈSE

GÉNÉTIQUE DES TÉTRAPLOIDES ET AMÉLIORATION DES PLANTES

2e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 9 NOV 1963 *devant la Commission d'Examen :*

MM. TEISSIER *Président.*
L'HÉRITIER } *Examinateurs.*
LAMOTTE

1963

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, Paris (7e)

Série A, N° 4089
N° d'ordre :
4940

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yves DEMARLY

1re THÈSE

GÉNÉTIQUE DES TÉTRAPLOIDES ET AMÉLIORATION DES PLANTES

2e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues le *devant la Commission d'Examen :*

MM. TEISSIER *Président.*
L'HÉRITIER } *Examinateurs.*
LAMOTTE

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, Paris (7e)

R. DUBOIS
BIBLIOTHÈQUE
LYON

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST	T	Chimie organique.
WYART	T	Minéralogie et Cristallogr.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT	T	Biologie vég. (Orsay).
AUGER	T	Physique quantique et Relativité.
MONNIER	T	Physiologie générale.
PIVETEAU	T	Paléontologie.
ROCARD	T	Physique (E. N. S.).
CARTAN	T	Mathématiques (E. N. S.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.
FAVARD	T	Géométrie supérieure.
COULOMB	T	Physique du Globe.
Mlle COUSIN	T	Biologie animale (S. P. C. N.)
CHRÉTIEN	T	Chimie minérale.
DRACH	T	Zoologie.
KASTLER	T	Physique (E. N. S.).
EPHRUSSI	T	Génétique.
RIVIÈRE	T	Géologie (S. P. C. N.) et Sédim.
GAUTHERET	T	Biologie vég. (P. C. B.).
LUCAS R.	T	Recherches physiques.
THOMAS A.	T	Biologie cellulaire.
ARNULF	T	Optique appliquée.
MORAND	T	Physique Enseignement.
SOLEILLET	T	Physique (P. C. B.).
FORTIER	T	Mécanique exp. des Fluides.
DANJON	T	Astronomie.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.
GALLIEN	T	Embryologie.
EICHHORN	T	Botanique.
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (S. P.C N.).
Mlle CAUCHOIS	T	Chimie physique.
THELLIER	T	Physique du Globe.
L'HÉRITIER	T	Biologie générale (Orsay).
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).
PONCIN	T	Mécanique générale.
DUBREIL	T	Arithmétique et Théorie des nombres.
QUELET	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER	T	Micropaléontologie.
JUNG	T	Pétrographie.
TRILLAT	T	Microscopie et diffraction électronique.
WIEMANN	T	Chimie organique et struc.
JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste (Orsay).
VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.
AMIEL	T	Chimie générale.
HOCART	T	Minéralogie et Cristallogr.
MATHIEU J.-P.	T	Physique (Optique).
COUTEAUX	T	Biologie animale (P. C. B.).
MAY	T	Zoologie (Orsay).
CHOQUET	T	Théorie des fonctions et Topologie.
FELDMANN	T	Biologie végétale marine.
GUINIER	T	Physique des Solides (Orsay).
JOST	T	Physiologie comparée.
FORTET	T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
SCHWARTZ	T	Calcul diff. et intégral.
CHOUARD	T	Physiologie végétale.
MALAVARD	T	Aviation (Techn. aéronaut.).
BRELOT	T	Calcul diff. et intégral.
NORMANT	T	Synthèse organique générale.
BENARD	T	Chimie minérale.
BUVAT	T	Botanique (E. N. S.).
DUGUÉ	T	Statistiques Mathématiques.
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.

Doyen ..... M. ZAMANSKY.

ULRICH	T	Physiologie végétale.
MARÉCHAL	T	Optique théorique et appl.
KIRRMANN	T	Théories chimiques.
CHADEFAUD	T	Botanique.
Mlle LE BRETON	T	Physiologie de la nutrition.
SALEM	T	Mathématiques générales.
LELONG	T	Applic. de l'analyse à la géométrie.
DEVILLERS	T	Anatomie et Histol. comp.
EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
FRANÇON	T	Physique (S. P. C. N.).
GLANGEAUD	T	Géographie phys. et Géologie dynamique.
GODEMENT	T	Mathématiques (M. P. C.).
PISOT	T	Tech. mathém. de la Phys.
ROCH	T	Géologie.
SCHATZMAN	T	Astrophysique.
TERMIER	T	Paléontologie stratigr.
ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
LENNUIER	T	Physique (M. G. P.).
RIZET	T	Génétique (Orsay).
ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
Mme TONNELAT	T	Physique théorique.
DIXMIER	T	Mathématiques (M. P. C.).
SOUCHAY	T	Chimie générale.
AIGRAIN	T	Électrotechnique génér.
BRUSSET	T	Chimie systématique.
M. LÉVY	T	Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX	T	Chimie biologique.
Mme HUREL-PY	T	Biologie végétale (PCB).
PIAUX	T	Chimie (M. P. C.).
BRUN	T	Mécan. théorique des Fluides.
LEDERER	T	Chimie biologique.
Mme DUBREIL	T	Mathém. (Agrégation).
Mme LELONG	T	Mathém. (E. N. S.).
BELLAIR	T	Géologie (S. P. C. N.).
COTTE	T	Physique électricité.
DUBOIS J.-E.	T	Chimie organique.
LAMOTTE	T	Zoologie (E. N. S.).
MICHEL A.	T	Chimie minérale (Orsay)
OLMER	T	Énergétique générale.
ROUAULT	T	Électricité (Orsay).
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ	T	Chimie physique.
BROSSEL	T	Physique atomique.
BUSER	T	Physiologie comparée.
CAMUS	T	Physiologie vég. B. M. P. V.
CASTAING	T	Physique (Orsay).
CURIEN	T	Minéralogie et Cristallographie.
MOYSE	T	Physiologie végét. (Orsay).
NOIROT	T	Évolution des êtres org.
PANNETIER	T	Chimie générale (Orsay).
POSSOMPES	T	Zoologie.
PULLMANN	T	Chimie théorique.
TEILLAC	T	Physique nucl. et Radioactivité.
TONNELAT	T	Biologie physico-chim.
VILLE	T	Économétrie.
WILLEMART	T	Chimie (P. C. B.).
DODE	T	Chimie (Orsay).
FREYMANN	T	Recherches physiques.
GUINOCHET	T	Biol. vég. S.P.C.N. (Orsay).
ROLLET	T	Chimie (P.C.B.).
Mlle JOSIEN	T	Chimie S. P. C. N.
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et théorie des groupes.
ARNOULT	T	Électronique (Orsay).
CHAPELLE	T	Physique (Orsay).
DELANGE	T	Mathématiques (Orsay).
DENY	T	Mathématiques générales (Orsay).
GERMAIN	T	Mécan. théor. des fluides.
LUCAS G.	T	Géologie.
ALLARD	T	Chimie physique.
BERTHELOT	T	Phys. fondamentale des Hautes Énergies (Orsay).

BRICART	T	Météorologie et Phys. de l'Atmosphère.
Mme ALBE-FESSARD	T	Psychophysiologie
FRIEDEL	T	Phys. des Solides (Orsay).
JULIA M.	T	Études des Moléculaires naturelles complexes.
LENDER	T	Biol. animale (SPCN) (Orsay).
MAGAT	T	Physico-chimie des radio-éléments.
Mlle QUINTIN	T	Électrochimie.
MONOD	T	Chimie du métabolisme.
BENOIT	T	Physiol. anim. (Orsay).
DE POSSEL	T	Analyse numérique.
CHARLOT	T	Chimie analytique.
LEMÉE	T	Physiol. végétale BMPV (Orsay).
GUÉRIN	T	Chimie M. P. C. (Orsay).
CHATELET M.	T	Chimie (P. C. B.).
JEAN	T	Physique nucléaire (Orsay)
MATTLER	T	Physique (SPCN).
BERGERARD	T	Zoologie (Orsay).
BERTEIN	T	Électronique (Orsay).
BOUISSIÈRES		Chimie des Radioéléments (Orsay).
Mme COUTURE	T	Thermodynamique et Méc. physique.
ELLENBERGER	T	Géologie appliquée sur le terrain.
FRANC	T	Biol. animale (P. C. B.).
SCHNELL		Botanique tropicale (Orsay).
STOLKOWSKI	T	Physiologie générale.
ACHER		Chimie biol. (Orsay).
BAUDOIN		Biologie animale (P. C. B.).
BEAUMONT		Biologie animale (SPCN).
BLAMONT	T	Géophysique Ionosphère.
BOURBEAU		Botanique.
CURIE D.		Physique (M.G.P.).
DURAND-DELGA	T	Géologie.
FRÉON	T	Chimie organique (Orsay).
HELLER	T	Physiologie végétale.
TORTRAT	T	Calcul des Probabilités.
CAILLEUX		Géologie (S. P. C. N.).
MAGNAN	T	Physique (S. P. C. N.).
DAUDEL	T	Mécanique ondulatoire appl. à la Chim. théor. et à la Phys. nucléaire.
Mlle FOURCROY		Biol. végétale (S. P. C. N.).
Mme CHOQUET-BRUHAT	T	Méc. analytique et Méc. céleste.
Mlle VEIL		Physiologie générale.
LWOFF	T	Microbiologie.
SIESTRUNCK	T	Mécan. phys. et expérim.
LACOMBE	T	Métallurg. des mét. nucl.
BROCHARD	T	Physique PCB (Orsay).
CABANNES	T	Mécanique générale.
LESIEUR	T	Mathém. M. P. C. (Orsay).
MAZET	T	Mécanique générale (Ors).
CAIRE		Géographie phys. et Géol. dynamique.
COMOLET	T	Mécanique des Fluides.
CORABŒUF		Physiologie animale.
DELLOUE		Physique de l'exosphère.
GORENFLOT		Botanique II (Orsay).
HOUILLON		Biologie animale (P. C. B.
JULLIEN J.		Chimie (PCB).
MALGRANGE	T	Tech. math. de la Phys.
OLIVIER		Anthropologie.
NOZERAN	T	Botanique II (Orsay).
BLANC-LAPIERRE		Physique E. N. S. (Orsay).
CHEVAUGEON	T	Botanique (Orsay).
KAHANE	T	Mathématiques (Orsay).
SAMUEL	T	Mathématiques E. N. S. féminines.
KOURGANOFF	T	Astronomie (Orsay).
THIRY	T	Mécanique céleste.
ABELES		Physique SPSCN.
AMAT		Physique PCB.
AUBOIN		Géologie.
Mme BENOIT-GUEUTAL		Physique Nucl. et radio-activité.
BOUGIS		Biologie marine (Ville-franche-sur-Mer).
BRUHAT	T	Mathématiques MPC.
BRUNN	T	Géologie historique (Orsay).
CHABBAL		Physique MGP (Orsay).
DEHEUVELS	T	Mathématique Prop. (Orsay).
D'ESPAGNAT		Physique théorique (Orsay).
FURON		Géologie SPCN.
Mme GANS	T	Génétique.
GENEVES		Biologie végétale PCB.
GUILBERT		Physique (CUS Orléans).
HUPE		Pétrographie.
HOLLANDE	T	Biologie générale.
LIONS	T	Analyse numérique.
MAITTE		Chimie PCB.
MEYER		Physique propédeutique.
NICOLAS		Géologie appliquée.
PANIGEL		Biologie générale.
RAVIER		Pétrographie.
ROSEAU	T	Mécanique théorique des Fluides.
ROUBINE		Électronique.
SILBER	T	Chimie PCB.
UEBERSFELD	T	Électronique.
YVON	T	Théories Physiques.

Secrétaire général ..... R. POULLAIN

PREMIÈRE THÈSE

GÉNÉTIQUE DES TÉTRAPLOIDES ET AMÉLIORATION DES PLANTES

Y. DEMARLY
Station d'Amélioration des Plantes fourragères,
Lusignan (Vienne)

SOMMAIRE

CHAPITRE I

ASPECT SCHÉMATIQUE DE LA MÉIOSE CHEZ LES TÉTRAPLOÏDES 15

I. — La méiose des tétraploïdes 15
1°) aspects caractéristiques 15
2°) méiose pour le centromère 17
3°) méiose pour un locus du chromosome 17
II. — Produits gamétiques de la méiose des tétraploïdes 19
III. Signification et limites de variation du paramètre α 20
1°) Valeurs caractéristiques du coefficient a 21
2°) Valeurs caractéristiques du coefficient e 21

CHAPITRE II

PROGRÈS VERS L'HOMOZYGOTIE D'UN INDIVIDU TÉTRAPLOÏDE QUI SE REPODUIT EN AUTOFÉCONDATION STRICTE 27

I. — Matrices de génération et vecteur-génération 27
II. — Caractéristiques matricielles : valeurs propres et directions propres 29
III. — Application à la matrice de génération des tétraploïdes 30
IV. — Éléments apportés par la matrice de génération des tétraploïdes 34
V. — Conclusion 37

CHAPITRE III

COMPORTEMENT DES TÉTRAPLOÏDES EN PANMIXIE 38

I. — Évolution vers l'équilibre panmictique d'un type de gamète donné 38
II. — Cas d'une population bi-allélique 40
III. — Application à l'évolution d'un hybride simple 41

CHAPITRE IV

ASPECT DE L'ÉVOLUTION DE L'ÉTAT HÉTÉROZYGOTE AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION D'UNE ESPÈCE ALLOGAME TÉTRAPLOÏDE.. 45

I. — Constitution d'une population pluriallélique 45
II. — Évolution de la fréquence des gamètes homozygotes 46
III. — Illustration dans le cas de quatre allèles différents à un locus donné 47
IV. — Évolution des génotypes 48

CHAPITRE V

ÉTUDE DE LA STRUCTURE D'ENSEMBLE DU GÉNOME 51

I. — Introduction 51
II. — Distances chromosomiques et jonctions 51
III. — Application au cas d'un organisme diploïde 52
IV. — Application aux organismes tétraploïdes 53
1°) Caractéristiques matricielles dans le cas général 53
2°) Les jonctions à une génération 55
3°) La structure chez les hybrides 60

CHAPITRE VI

LA VIGUEUR DES HYBRIDES 62

I. — Considérations générales sur la structure hétérozygote d'une population 62
II. — Fondements génétiques de la vigueur hybride 64
III. — La vigueur hybride chez les tétraploïdes 67
IV. — Hétérozygotie moyenne dans une population tétraploïde 68
V. — Application au cas particulier d'un hybride simple 71

CHAPITRE VII

QUELQUES ASPECTS DE L'APPLICATION DES RÉSULTATS DE LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS A L'AMÉLIORATION DE LA LUZERNE 73

I. — Biologie florale et structure cytologique de la Luzerne 73
II. — Étude sur plantes isolées. Phase de consanguinité 80
III. — Recherches des meilleures combinaisons hybrides 86
IV. — Valeur d'une sélection dès la F_1 et évolution du rendement des hybrides 95

CONCLUSION 99

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 100

AVANT-PROPOS

Le travail résumé dans les pages qui suivent n'a pas la prétention d'être une analyse de la génétique des tétraploïdes. Il doit être considéré comme « le point » dans une suite de réflexions et d'expériences destinées à mieux connaître et à manipuler d'une manière plus rationnelle des organismes autopolyploïdes. S'il a pour mérite d'avoir évité que ne s'élargisse le fossé qui tend trop souvent à séparer la génétique de l'ensemble des connaissances plus complexes qui sont nécessaires à l'amélioration des plantes, il aura à nos yeux trouvé une justification. Et si même il devait décevoir sur ce plan, nous aurions tout au moins la satifaction d'avoir au cours de discussions fructueuses rencontré d'admirables maîtres, et de réelles amitiés.

Que M. le Directeur de l'Institut national de la Recherche agronomique trouve ici le témoignage de ma reconnaissance pour l'intérêt qu'il a sans cesse apporté à l'achèvement de ce travail.

Que M. le professeur Rizet reçoive le gage de nos remerciements pour avoir par sa confiance et ses encouragements, entretenu l'énergie nécessaire à l'aboutissement de ces pages.

Que M. les professeurs Teissier, Lamotte, Malécot et principalement M. le professeur L'Héritier qui a bien voulu diriger cette thèse, soient assurés de ma profonde gratitude et de mon admiration pour la valeur des conseils qu'ils m'ont prodigués. Il nous est par ailleurs un devoir d'associer à leurs noms celui de M. le professeur Valdeyron qui a consacré de longues heures à l'analyse de nombreuses pages et nous a permis d'en améliorer la présentation.

Que M. Hutin, Bannerot, Guy et Mlle Chesneaux qui m'ont toujours apporté leur aide et leurs conseils, les uns sur le plan scientifique, les autres sur le plan des réalisations expérimentales, retrouvent dans ces pages le reflet d'un travail réalisé dans une solide amitié.

INTRODUCTION

I. — Un des principes de base de la génétique repose sur la continuité des nombres et des formes chromosomiques. On peut même constater qu'actuellement l'étude de la morphologie des chromosomes constitue un des meilleurs critères dans l'analyse des espèces. Chaque groupe biologique possède, en effet, un nombre chromosomique haploïde caractéristique, qui peut être considéré comme celui de l'ancêtre commun du genre et qui est d'ailleurs appelé le nombre basal.

De nombreuses études ont montré qu'à partir de ce nombre basal se produisaient des variations numériques : on observe, par exemple, des raccordements de chromosomes télocentriques qui aboutissent à des formes en V médiocentriques, ou des disparitions d'un chromosome, corrélatives d'une translocation de l'élément disparu à l'extrémité d'une autre paire qui s'allonge donc de la longueur correspondante. L'utilisation d'agents physiques a d'ailleurs montré que ces remaniements étaient artificiellement réalisables et, actuellement, les dissections suivies de reconstitutions de nouveaux chromosomes sont des techniques classiquement utilisées. (Les travaux de SEARS sont probablement dans ce domaine les plus spectaculaires.)

Indépendamment de ces remaniements, toutes les cellules des êtres vivants possèdent un nombre de chromosomes qui correspond à ce nombre basal ou à l'un de ses multiples. Chez les diploïdes, par exemple ce nombre est multiplié par deux. Dans le règne végétal, il est fréquent qu'on trouve le nombre basal multiplié par 4, 6, 8... formant ainsi des séries polyploïdes. Les polyploïdes impairs, $3x$, $5x$, etc. existent aussi mais beaucoup plus rarement, d'ailleurs leur méiose est irrégulière et bien souvent on se trouve en présence de cas de stérilité.

L'apparition d'une polyploïdie résultant d'anomalies de la division cellulaire est fréquemment produite par des traumatismes (blessures mécaniques, action du froid, attaques parasitaires, modification du régime de nutrition...). On la provoque artificiellement par la colchicine. Les meilleures techniques d'utilisation de cet alcaloïde permettent d'obtenir la proportion de 10 à 50 p. 100 de polyploïdes (ce chiffre varie évidemment beaucoup avec les espèces traitées).

La garniture chromosomique d'un individu constitue le génome, c'est-à-dire l'ensemble du matériel transmis héréditairement.

On distingue, avec juste raison, deux types très différents de polyploïdes : les allopolyploïdes et les autopolyploïdes.

Les végétaux allopolyploïdes, sont constitués comme l'indique ce terme, par la juxtaposition de plusieurs génomes qui ne sont pas absolument identiques. Dans les noyaux des allopolyploïdes, il n'y a pas, sur le plan mécanique, de relations d'affinité à la méiose entre les chromosomes de génomes différents. Tout se passe comme si chaque groupe associé : $2x$, $2x'$, $2x''$ etc. (même si x, x' et x'' ont la même valeur) développait la mécanique de sa division comme un simple diploïde. Sans entrer dans l'énumération de tous les allopolyploïdes connus, on ne peut manquer

de citer, comme exemple d'une telle structure, nos blés cultivés, synthèses du génome A (génome du type *Triticum monococcum*, *T. aegilopoides*...), du génome B (la synthèse AB donnant les *Triticum durum* et *T. dicoccum*), du génome D (la formule ABD correspondant à celle de nos blés tendres allohexaploïdes). Sur le plan physiologique par contre, chacun des génomes d'un allopolyploïde, coopère à la réalisation du phénotype : il est bien connu que la mutation à un locus est, chez les plantes de cette constitution, pratiquement impossible à mettre en évidence. Il est, d'autre part très significatif de constater que la perte d'un ou plusieurs chromosomes (mono et nullisomiques) est parfaitement tolérée par les allopolyploïdes. Tout ceci simplement, pour montrer que les différents génomes agissent conjointement, coopèrent et se remplacent.

Chez les autopolyploïdes, c'est au contraire, le même génome qui est répété un certain nombre de fois. On trouve donc ici des loci homologues multiples, des possibilités d'appariements multivalentes, ce qui entraîne tout un processus de déroulement de la méiose assez particulier.

Sur le plan de la physiologie, ces polyploïdes ne sont pas enrichis dans leur fonctionnement par rapport aux diploïdes. On peut, cependant, constater que le rapport nucléo plasmique varie avec le degré de polyploïdie. A certains niveaux de ce rapport les processus du métabolisme sont peut-être mieux harmonisés : on remarque par exemple qu'une tomate diploïde est tuée en deux heures par un froid de — 1°C alors que sa forme tétraploïde résiste 10 heures à — 5°C. On peut aussi penser (voir chapitre VI) que cette multiplicité des loci chez l'autopolyploïde entraîne chez une plante un plus grand éventail d'allèles homologues et permet donc des possibilités biochimiques plus larges.

Ces deux structures auto et allopolyploïdes constituent des types extrêmes. On rencontre, en fait, tous les cas intermédiaires. On peut facilement concevoir qu'au cours des différenciations spécifiques, se soient individualisées des juxtapositions de génomes, comprenant des parties parfaitement homologues et d'autres parties suffisamment divergentes pour qu'il n'y ait plus allosyndèse : ces formes intermédiaires sont appelées allopolyploïdes segmentaires. Il est d'ailleurs assez probable que l'évolution d'un autopolyploïde se fasse vers une allopolyploïdie partielle. En effet, des remaniements mineurs peuvent finir par s'accumuler sur une paire d'un des génomes homologues, entraînant l'individualisation de cette paire au moment des méioses. A partir d'un tel événement cette paire aura son évolution génétique propre indépendante de celle des $2n - 2$ autres chromosomes.

Pour la plupart des plantes il est très difficile par l'observation cytologique, de faire la part entre une autopolyploïdie totale ou partielle.

II. — La polyploïdie tient une grande place dans le règne végétal. D'après Cuenot, plus de la moitié des espèces actuelles sont des polyploïdes. Ce chiffres qui surprend au premier abord semble cependant refléter sensiblement la réalité. Un relevé de G. A. Mallignan sur les plantes adventices au Canada nous donne, pour 151 espèces analysées, 54 p. 100 de diploïdes et 46 p. 100 de polyploïdes. Il est d'ailleurs probable, comme le montre cette étude, que la fréquence des espèces polyploïdes est plus élevée chez les plantes pérennes. Les données recueillies sont les suivantes :

Adventices annuelles, 39 p. 100 de polyploïdes
Adventices bisannuelles, 33 p. 100 de polyploïdes
Adventices pérennes, 55 p. 100 de polyploïdes.

Bien que ces proportions soient déjà très élevées chez les espèces sauvages il semble que la polyploïdie se rencontre surtout chez les plantes cultivées. On constate que les formes diploïdes se maintiennent assez souvent sur les lieux d'origine ou les foyers de diversification de l'espèce. Ce sont les formes polyploïdes améliorées qui se sont largement répandues. Il serait fastidieux de faire ici une liste des plantes naturellement polyploïdes, nous renvoyons à l'Atlas chromosomique de DARLINGTON qui fait le point de tous les dénombrements chromosomiques chez les végétaux. On constate, d'une manière générale, que les polyploïdes d'ordre pair (artioploïdes : $4\,x$, $6\,x$, $8\,x$...) sont généralement fertiles, alors que les multiples impairs (périssoploïdes) ne subsistent pour la plupart que par multiplication végétative : par exemple chez les *Rubus* où le nombre de base $x = 7$, les formes à 14, 28 et 42 chromosomes sont fertiles, les formes à 21, 35 et 49 au contraire sont très fortement stériles.

III. — L'importance du phénomène de la polyploïdie naturelle chez les végétaux justifierait à elle seule une étude du comportement génétique des polyploïdes.

Il semble que depuis quelques années cet intérêt rebondisse à la suite d'une extension de plus en plus marquée des variétés rendues artificiellement polyploïdes par traitement à la colchicine. On utilise déjà dans le domaine pratique des autopolyploïdes artificiels : citons entre autre un seigle tétraploïde suédois (G. WEIBULL), un autre seigle tétraploïde d'origine allemande serait cultivé au Canada, les betteraves à sucre triploïdes et tétraploïdes sont actuellement très recherchées, un navet suédois tétraploïde donne 15 à 20 p. 100 de plus que les autres variétés, chez les plantes fourragères il faut citer des rays-grass tétraploïdes très intéressants, des trèfles violets et trèfles hybrides qui ont une bonne production fourragère mais dont le rendement en graine médiocre rend la multiplication commerciale difficilement rentable, chez la vigne quelques types tétraploïdes sont cultivés au Japon... Nous ne passerons pas en revue les plantes maraîchères et surtout les innombrables espèces florales que les sélectionneurs ont améliorées par doublement chromosomique.

L'évolution des techniques cytologiques qui permettent des comptages rapides est responsable de cette prise de conscience de l'ampleur de la polyploïdie végétale.

IV. — L'amélioration de qualités esthétiques, industrielles, ou agronomiques chez des espèces ayant cette structure devait donc se faire à la lumière de connaissances sur le comportement génétique de ces plantes. C'est pourquoi, nous avons été conduits à envisager l'étude des réactions des populations d'individus tétraploïdes lorsqu'on leur imposait un système de reproduction bien défini. En effet les méthodes d'amélioration d'espèces végétales, bien que très différentes selon qu'il s'agit de plantes allogames ou de plantes autogames, sont souvent caractérisées par une modification artificielle, brutale mais temporaire, du système de reproduction. Par exemple, dans le cas d'une espèce allogame, l'hétérogénéité des populations naturelles impose au départ un travail d'homogénéisation génétique qui nécessite une période de croisements consanguins. Dans le cas d'une plante autogame, on recherche au contraire, par des hybridations entre lignées pures, l'obtention de combinaisons géniques intéressantes entraînant des transgressions ou conditionnant des résistances aux agents parasitaires.

Pour l'un ou l'autre de ces deux cas, on doit très vite revenir aux systèmes naturels de reproduction : chez les plantes allogames, un rétablissement de la fécon-

dation croisée semble indispensable au retour à l'état hybride corréla tif de la vigueur, chez les plantes autogames, c'est la biologie florale (castration obligatoire par exemple) qui nécessite un retour à l'autogamie.

Cet ensemble de problèmes justifie donc les grandes lignes de travail que nous avons été amené à suivre.

Après une étude, volontairement schématique, des particularités de la méiose chez les polyploïdes (chapitre I) les points successifs suivants seront envisagés :

Chapitre II : Progrès vers l'homozygotie d'un individu tétraploïde qui se reproduit en autofécondation stricte. Nous insisterons sur l'importance du choix du génotype de départ, sur l'influence de la position du locus et sur la lenteur de l'évolution des structures tétraploïdes.

Le chapitre III concernera le comportement d'une population tétraploïde qui se reproduit en panmixie. Les résultats obtenus par HALDANE peuvent être généralisés en tenant compte de la position du locus sur le chromosome et en s'attachant surtout à la recherche des vitesses de réalisation d'un équilibre.

On essaiera ensuite d'étendre les résultats obtenus à l'étude du comportement de zones chromosomiques et non plus au cas d'un seul locus (chapitre IV). Cette analyse fait appel à la théorie des jonctions proposée par sir R. A. FISHER.

Dans le même esprit, le chapitre V sera une étude de l'évolution d'ensemble de l'hétérozygotie dans une population en panmixie.

Le rapprochement entre l'état hétérozygote et la vigueur hybride sera exposé dans le chapitre VI. Après un rappel des possibilités actuelles d'interprétation de la vigueur hybride, nous verrons comment les tétraploïdes peuvent apporter des résultats complémentaires sur ce sujet.

Enfin dans le chapitre VII, l'application des résultats à l'amélioration des luzernes est envisagée. Une première série de données expérimentales vient confirmer les conclusions qui avaient été obtenues dans les chapitres précédents.

CHAPITRE PREMIER

ASPECT SCHÉMATIQUE DE LA MÉIOSE CHEZ LES TÉTRAPLOÏDES

Tout travail de génétique des tétraploïdes s'appuie sur les disjonctions observées à la suite de croisements ou d'autofécondation.

Pour un système de reproduction défini, ces disjonctions sont conditionnées par le mécanisme de la méiose, mécanisme qui se révèle assez complexe chez les individus tétraploïdes.

Il importe donc, au début de ce travail, de rappeler d'une manière schématique les différents stades de cette méiose, et surtout de bien définir le sens et les limites de variations des paramètres classiquement utilisés.

I. — La méiose des tétraploïdes

I) Aspects caractéristiques

La méiose d'un organisme tétraploïde ne diffère pas essentiellement de celle d'un organisme diploïde.

Deux aspects de la division réductionnelle qui prennent cependant chez les tétraploïdes une importance fondamentale peuvent être caractérisés de la manière suivante

— Pendant la prophase, le chromosome se comporte comme une suite d'éléments ponctuels actifs reliés mécaniquement.

— Après la prophase, par contre, le centromère joue un rôle prépondérant en entraînant dans son mouvement les éléments chromatiques qui lui sont attachés.

Par suite de ces caractéristiques mécaniques des chromosomes, la méiose d'un individu tétraploïde comporte certaines figures particulières :

— L'attraction entre un chromomère et ses trois homologues au début du zygotène entraîne une compétition entre les quatre chromosomes pour l'appariement. Ce pouvoir d'attraction est annulé dès qu'une paire s'est formée. On conçoit donc que sur l'ensemble de la longueur d'un chromosome, on puisse trouver à ce stade des groupes de chromomères appariés successivement à l'un puis à l'autre des trois chromosomes homologues.

Il se forme ainsi des configurations comportant 2 (bivalents), 3 (trivalents) ou 4 (tétravalents) chromosomes.

Cette association dépend de la longueur des chromosomes, de leurs positions relatives lorsqu'ils se sont individualisés au leptotène, et probablement du volume du noyau.

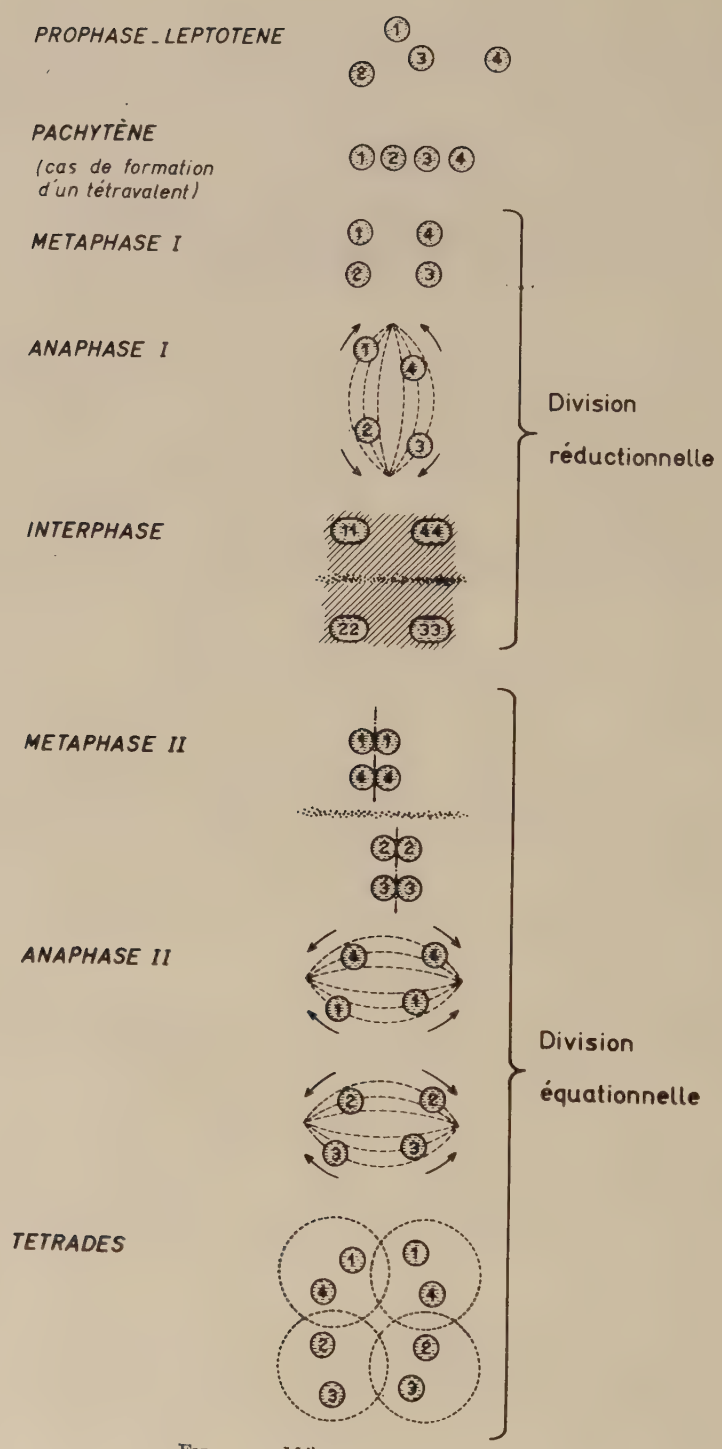


FIG. 1. — *Méiose pour le centromère*

— La fissuration en chromatides à la fin du pachytène et pendant le diplotène s'accompagne de la formation des chiasmas. A partir de ce moment, les filaments chromatidiques qui, jusqu'ici s'étaient comportés comme un ensemble de chromomères fonctionnellement indépendants mais reliés mécaniquement, vont suivre d'un bloc la destinée du centromètre auquel ils sont attachés.

2) La méiose pour le centromère (fig. 1)

La méiose pour les centromères s'effectue de façon extrêmement simple :

Les quatre centromères homologues se comportent comme quatre unités. Soumis à différentes forces répulsives et attractives, ils effectuent, à la première anaphase, une ascension polaire qui aboutit dans une méiose régulière à une répartition deux-deux dans le noyau d'interphase. Selon la définition de Darlington et Mather (*The Elements of Genetics*, 1950) la séparation est réductionnelle si on constate : « une séparation des parties homologues de chromatides non sœurs à l'anaphase de l'une ou l'autre des divisions méiotiques ». On peut donc considérer que le centromère dont la fissuration ne s'effectue qu'après l'interphase, est un point du chromosome subissant constamment la préréduction.

Au cours de la deuxième division le centromère se dédouble et chaque partie fille passe obligatoirement dans un noyau de tétrade différent.

Cette seconde division est donc toujours équationnelle suivant les termes mêmes de Darlington et Mather (*loc. cit.*) : « séparation des parties sœurs de chromatides à l'anaphase de l'une ou l'autre des division méiotiques ».

3) La méiose pour un locus du chromosome (fig. 2)

Pour un locus donné sur le chromosome, le déroulement de la méiose se fait parallèlement à ce qui vient d'être exposé pour le centromère, à cette exception près que les échanges aux points de chiasmas peuvent dissocier dès la première division des fragments frères de chromatide.

Nous allons donc considérer un locus où peuvent se rencontrer quatre allèles différents (1, 2, 3, 4). Chacun de ces allèles est relié en début de méiose à son propre centromère (respectivement I, II, III, IV).

A partir du moment où la fissuration des chromosomes s'est accomplie, chaque allèle se dédouble en deux allèles frères.

Selon les configurations chromosomiques entre le locus et le centromère, la méiose sera alors de l'un des trois types suivants :

Type I : S'il n'y a pas de crossing-over entre le locus et le centromère, chaque allèle suit son propre centromère. L'ensemble de la méiose se déroule pour un allèle comme pour un centromère, c'est-à-dire que la méiose est préréductionnelle.

La deuxième division ne comporte jamais de chiasmas et reste donc toujours équationnelle.

Type II : Il s'est produit un crossing-over entre le locus et le centromère. Les fragments de chromatides sœurs portant le locus considéré se trouvent donc attachés à des centromères différents. A l'anaphase I, les allèles frères des chromatides impliquées

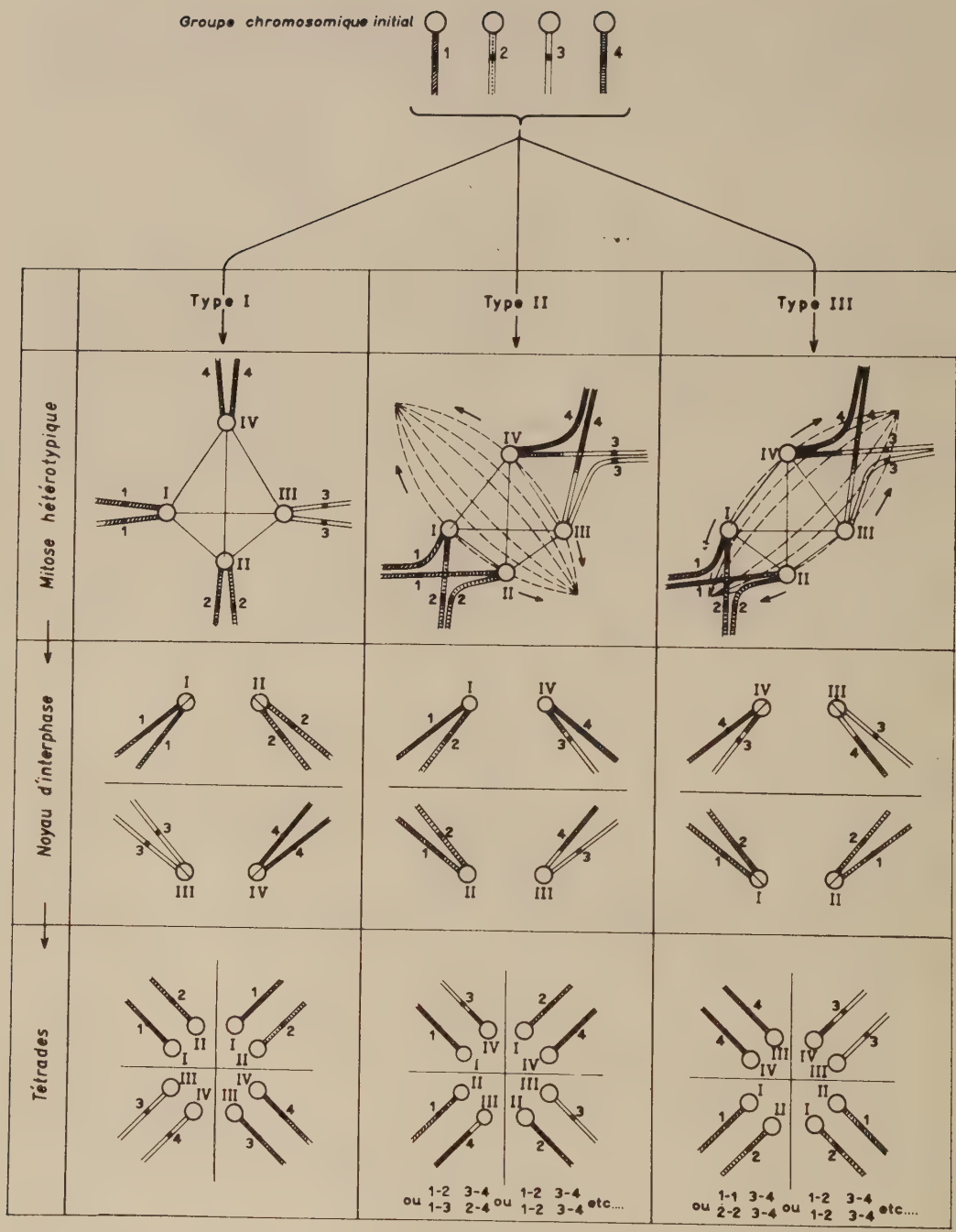


FIG. 2. — *Types de méiose chez les tétraploïdes.*

dans le chiasma, se dirigent vers des pôles d'anaphase opposés. La séparation est équationnelle et la seconde division reste ici encore du type classique.

Type III : Comme dans le type précédent, un crossing-over a eu lieu entre le locus et le centromère. Mais lors de l'ascension anaphasique, la position des centromères par rapport à la plaque équatoriale a pour conséquence l'entraînement dans un même noyau d'interphase des paires chromosomiques ayant subi le crossing-over.

A la suite de ce phénomène de non-disjonction chromosomique, des allèles frères se retrouvent donc à un même pôle d'anaphase attachés à des centromères différents.

Cette dernière particularité permet dans une partie des tétrades formées après la seconde division, la présence de deux allèles frères.

Cette deuxième séparation, bien que de nature équationnelle doit donc être considérée comme partiellement réductionnelle.

Les auteurs de langue anglaise utilisent le terme « double réduction » ou « equational exception ». DARLINGTON, 1929, J. Genet, 21, 207-286 ; HALDANE, 1930, J. Genet, 22, 359-372 ;

Nous donnerons à cette particularité de la première anaphase le nom de séparation « pseudo-équationnelle » pour traduire le terme « equational exception ». Nous ne garderons l'expression « double reduction » que pour désigner le processus aboutissant à la fraction de tétrades possédant deux allèles frères.

II. — Produits gamétiques de la méiose des tétraploïdes

Après les travaux de GREGORY (1914), MULLER (1914), HALDANE (1930) et SANSOME (1933), MATHER en 1935 et 1936 montra que certaines disjonctions devaient être considérées comme le résultat de la combinaison en certaines proportions de chacun des trois types décrits précédemment.

Les ségrégations théoriques chez les tétraploïdes doivent donc être exprimées en fonction du déroulement du processus méiotique. Nous conserverons dans l'ensemble des formules les paramètres utilisés par MATHER.

Nous appellerons α un indice de séparation, c'est-à-dire la proportion de division pseudo-équationnelle (type III) pour un locus donné.

L'ensemble des méioses réductionnelles et équationnelles représente alors la fraction $1-\alpha$.

Il est bien évident que ce paramètre α masque plusieurs phénomènes complexes que nous tenterons de dissocier dans les paragraphes qui vont suivre.

Nous pouvons, pour l'instant, nous contenter d'envisager quelques disjonctions théoriques simples.

Un caractère monofactoriel, représenté par les allèles A et a peut, chez un tétraploïde, entraîner les formes de génotypes suivantes :

aaaa = nulliplex
Aaaa = simplex
AAaa = duplex
AAAa = triplex
AAAA = quadruplex.

Deux formes sont homozygotes : le nulliplex et le quadruplex, les trois autres formes sont hétérozygotes.

Les trois génotypes hétérozygotes produisent, après méiose, différentes formes gamétiques en des proportions déterminées par l'importance relative des divers types de méiose.

Si l'on remarque que l'anaphase I d'une méiose réductionnelle entraîne, à partir des 4 paires de chromatides, six combinaisons également probables, et que cette anaphase I, bien que de configuration extrêmement différente dans le cas d'une méiose équationnelle, aboutit finalement aux mêmes proportions gamétiques que précédemment, on peut grouper, en ce qui concerne les disjonctions, ces deux types de méiose sous le coefficient 1-α, sans tenir compte de leur importance relative.

La fraction α de méioses pseudo-équationnelles aboutit par contre, à des proportions gamétiques totalement différentes. Dans le cas d'un caractère monofactoriel simple, les génotypes simplex et triplex se comportent alors de la façon suivante :

Génotype parental Zygotène		1 2 2 2 11 22 22 22 1 — α α	
Anaphase I	Réductionnelle 11 22 22 22	Équationnelle 12 22 12 22	Pseudo-équationnelle 12 12 22 22
Gamètes	1/2 12	1/2 22	1/8 11 2/8 12 5/8 22

Le même raisonnement s'applique au duplex. On obtient alors l'ensemble de résultats suivants :

Génotype du parent	Proportion de gamètes		
	aa	A*a*	AA
aaaa	1	0	0
A*aaa*	$\frac{4+\alpha}{8}$	$\frac{4-2\alpha}{8}$	$\frac{\alpha}{8}$
AA*aa*	$\frac{1+\alpha}{6}$	$\frac{4-2\alpha}{6}$	$\frac{1+\alpha}{6}$
AAA*a*	$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{4-2\alpha}{8}$	$\frac{4+\alpha}{8}$
AAAA	0	0	1

III. — Signification et limites de variation du paramètre α

L'indice de séparation α, qui donne la proportion de divisions pseudo-équationnelles, doit en réalité être considéré comme produit de deux éléments de la méiose :

1) La probabilité moyenne représentée par un paramètre *e* d'avoir une première division non réductionnelle.

2) La probabilité de non-disjonction chromosomique à la première anaphase, exprimée par un paramètre *a*.

Ces deux nouvelles variables couvrent d'ailleurs, elles aussi, un ensemble de processus assez complexes.

1) Valeurs caractéristiques du coefficient *a*

La non-disjonction chromosomique par exemple, entraînement à un même pôle d'anaphase I de deux fragments chromatidiques portant des allèles frères, est fonction de la disposition des centromères par rapport à la plaque équatoriale. Lorsque plusieurs chiasmas impliquant différentes paires chromosomiques ont provoqué des séries d'échanges entre le locus et le centromère, la non-disjonction chromosomique, pour ce locus, est fonction de la distance au centromère (fig. 3).

Un centromère tel que II, entraîne à l'anaphase deux chromatides constituées l'une par deux fragments et l'autre par trois fragments.

Pour un locus présentant quatre types d'allèles 1_1, 1_2, 1_3, 1_4 par le seul fait d'une distribution au hasard des centromères on peut très bien rencontrer, en un même noyau d'interphase, des allèles frères pour lesquels la séparation a donc été pseudo-équationnelle.

Dans le cas d'une ségrégation entièrement aléatoire, un allèle donné possède une chance sur trois de retrouver au même pôle d'anaphase son allèle frère.

Cette distribution au hasard est la plus fréquente pour des allèles suffisamment éloignés du centromère et nous retiendrons la valeur $a = 1/3$ comme valeur remarquable. Les valeurs limites du paramètre *a* peuvent être très différentes :

Chez les organismes tétraploïdes où la fréquence des tétravalents est très faible ou nulle, la proportion de méioses pseudo-équationnelles est pratiquement nulle et le coefficient *a* prend la valeur zéro.

Ce coefficient *a* peut encore garder sa valeur zéro dans le cas où malgré la formation de tétravalents des phénomènes imposent au cours du déroulement méiotique, des séparations réductionnelles ou équationnelles vraies.

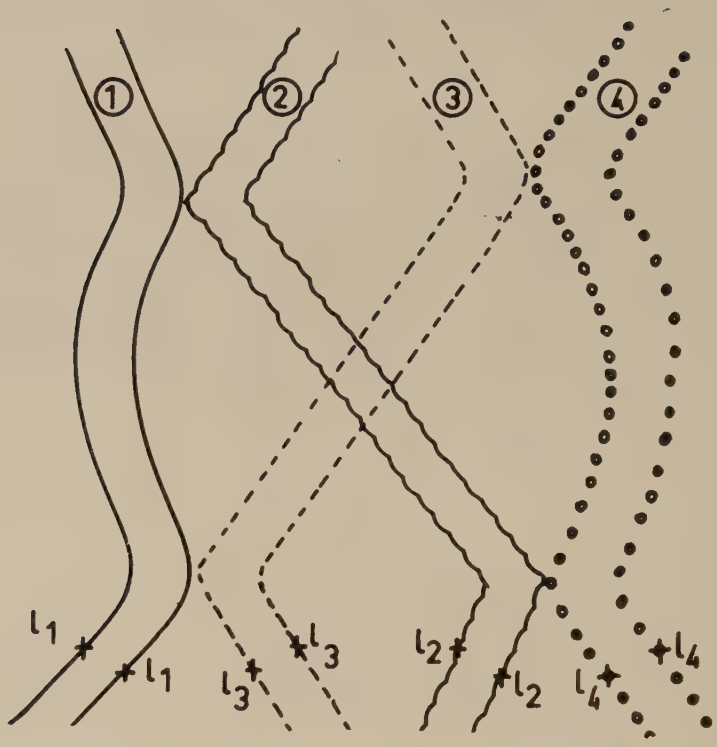
La limite supérieure de *a* est plus difficile à définir. On peut cependant concevoir que dans des cas exceptionnels, un mécanisme entraîne toujours au même pôle d'anaphase les chromatides ayant subi le crossing-over. Le paramètre *a* tend dans ce cas vers une limite supérieure hypothétique égale à 1.

Les limites de variations de *a* sont donc 0 et 1 et la valeur intermédiaire 1/3 représente une valeur remarquable correspondant à une répartition au hasard des paires chromatidiques.

2) Valeurs caractéristiques du coefficient *e*

Le paramètre *e* est lié à un phénomène cytologique simple : la formation de crossing-over. Les facteurs intervenant dans la réalisation du crossing-over et, par voie de conséquence, dans celle des chiasmas résultants, sont encore mal connus. Alors que seuls des chromosomes très longs semblaient pouvoir comporter de nombreux chiasmas, on sait maintenant que des chromosomes courts peuvent donner des configurations méiotiques complexes contenant plusieurs chiasmas.

Exemple de configuration au diplotène



Structure des groupes à l'Anaphase 1

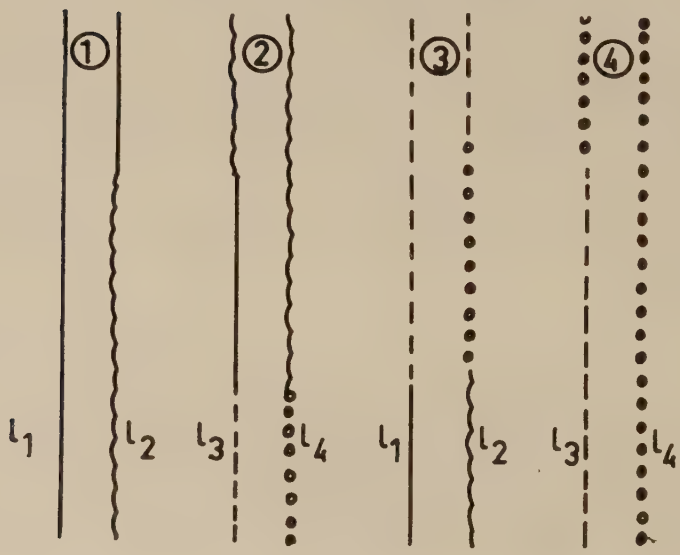


Fig. 3.

La valeur du paramètre e varie en premier lieu avec le locus considéré : pour la zone chromosomique voisine du centromère, les probabilités de crossing-over sont très faibles. Les loci situés dans cette zone correspondent donc à une valeur de e nulle, ou presque, et donnent très fréquemment lieu à une séparation pré-réductionnelle. A mesure qu'on s'éloigne du centromère, les probabilités de chiasma augmentent. Le paramètre e croît alors pour atteindre une valeur limite qu'il nous reste à déterminer.

La recherche de la valeur limite maximum de e est présentée ici pour des raisons de simplification, dans le cas d'un simplex. Mais un mode de raisonnement exactement analogue a donné dans le cas général des résultats identiques.

Partant d'un simplex 1. 2. 2. 2., les configurations chromatiques après n crossing-over sont de deux types :

11 22 22 22 avec une fréquence x_1

et 12 12 22 22 avec une fréquence x_2

La méiose de ces deux configurations donne des gamètes homozygotes 1.1 et 2. 2 avec la fréquence g_1 et des gamètes hétérozygotes avec la fréquence g_2.

La relation entre x_1, x_2 et g_1, g_2 s'obtient très simplement à partir du tableau donnant les disjonctions gamétiques d'un simplex et s'écrit :

$$\left\| \begin{matrix} g_1 \\ {}_n \\ g_2 \\ {}_n \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{1}{2} & \frac{2+a}{4} \\ \frac{1}{2} & \frac{2-a}{4} \end{matrix} \right\| \cdot \left\| \begin{matrix} x_1 \\ {}_n \\ x_2 \\ {}_n \end{matrix} \right\|. \tag{1}$$

L'indice n indiquant simplement qu'il s'agit des fréquences pour un nombre de chiasmas entre le locus et le centromère égal à n.

Cette relation peut s'écrire de manière conventionnelle :

$$\| g_n \| = | A | \cdot \| x_n \|. \tag{2}$$

Les figures de métaphase du même simplex ayant subi 1 chiasma supplémentaire donneront les fréquences :

$x_{1\,n+1}$ de type 11 22 22 22

et

$x_{2\,n+1}$ de type 12 12 22 22.

Si nous considérons que les 24 crossing-over possibles, sont également probables les fréquences $x_{1\,n}$ et $x_{2\,n}$ sont liées à $x_{1\,n+1}$ et $x_{2\,n+1}$ par la relation :

$$\left\| \begin{matrix} x_1 \\ {}_{n+1} \\ x_2 \\ {}_{n+1} \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{12} \\ \frac{1}{2} & \frac{11}{12} \end{matrix} \right\| \cdot \left\| \begin{matrix} x_1 \\ {}_n \\ x_2 \\ {}_n \end{matrix} \right\|. \tag{3}$$

qui donne en écriture simplifiée :

$$\| x_{n+1} \| = \| B \| \cdot \| x_n \|. \tag{4}$$

Des formules (2) et (4) nous tirons :

$$\| g_{n+1} \| = | A | \cdot | B | \cdot | A |^{-1} \cdot \| g_n \|$$

qui donne effectué :

$$\left\| \begin{matrix} g_{1\,n+1} \\ g_{2\,n+1} \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} \frac{17}{24} + \frac{a}{8} & \frac{7}{24} + \frac{a}{8} \\ \frac{7}{24} - \frac{a}{8} & \frac{17}{24} - \frac{a}{8} \end{matrix} \right\| \cdot \left\| \begin{matrix} g_{1\,n} \\ g_{2\,n} \end{matrix} \right\|. \tag{5}$$

Cette relation nous donne l'évolution de la formule gamétique d'un simplex lorsque le nombre de chiasmas entre le locus et le centromère augmente de 1.

Lorsque ce nombre de chiasmas augmente de n, la relation générale s'écrit comme suit :

$$\left\| \begin{matrix} g_{1\,n} \\ g_{2\,n} \end{matrix} \right\| = \left\| \begin{matrix} -\frac{3\alpha - 7}{14}\left(\frac{5}{12}\right)^n + \frac{3\alpha + 7}{14} & \frac{3a + 7}{14}\left(\frac{5}{12}\right)^n + \frac{3a + 7}{14} \\ -\frac{3a - 7}{14}\left(\frac{5}{12}\right)^n - \frac{3a - 7}{14} & \frac{3a + 7}{14}\left(\frac{5}{12}\right)^n - \frac{3a - 7}{14} \end{matrix} \right\| \cdot \left\| \begin{matrix} g_{1\,o} \\ g_{2\,o} \end{matrix} \right\|. \tag{6}$$

Si nous considérons à nouveau les disjonctions d'un simplex au cours de la méiose, les valeurs de g_1 et g_2 sont :

$$g_1 = \frac{2 + ae}{4}$$

$$g_2 = \frac{2 - ae}{4}.$$

expressions équivalentes puisque $g_1 + g_2 = 1$, d'où on tire

$$e = \frac{4g_1 - 2}{a}.$$

Ceci nous permet donc de suivre la valeur de e lorsque le nombre de chiasmas croît à partir de zéro.

Les valeurs de g_1 et de g_2 lorsqu'il ne s'est pas produit de crossing-over entre le locus et le centromère étant toutes deux de 1/2 (fig. 2), la relation précédente s'écrit en fonction de n :

$$g_{1\,n} = \left(\frac{5}{12}\right)^n \left(\frac{-3a}{14}\right) + \frac{3a + 7}{14}$$

d'où l'on tire pour $a = 0$:

$$e = \frac{6}{7}\left[1 - \left(\frac{5}{12}\right)^n\right]. \tag{7}$$

Cette fonction nous montre que le paramètre e croît rapidement en fonction du nombre de chiasmas et atteint pratiquement une valeur très voisine de sa limite 6/7 dès que le nombre de chiasmas atteint 3 ou 4.

On peut, sur ces valeurs de e faire les observations suivantes :

1°) La limite 6/7 correspond, comme il était logique de le penser, à une indépendance totale entre chromatides, c'est-à-dire à une ségrégation chromatidique au hasard.

2°) Ce nombre de 4 chiasmas à partir duquel la ségrégation chromatidique se fait pratiquement au hasard est assez élevé. On sait que ce nombre moyen de chiasmas

varie suivant les espèces et qu'il est, dans des conditions définies, constant pour un chromosome donné d'un individu donné.

La relation entre la longueur du chromosome et le nombre moyen de crossing-over existe chez certaines espèces. Chez la Féverole (*Vicia faba*) par exemple, le chromosome M a une nombre moyen de chiasmas de 7,1 alors que le chromosome *m* qui est sensiblement moitié moins long a un nombre de chiasmas de 3,4 (MATHER, 1934). Mais chez beaucoup d'espèces, les chromosomes les plus courts ont une fréquence

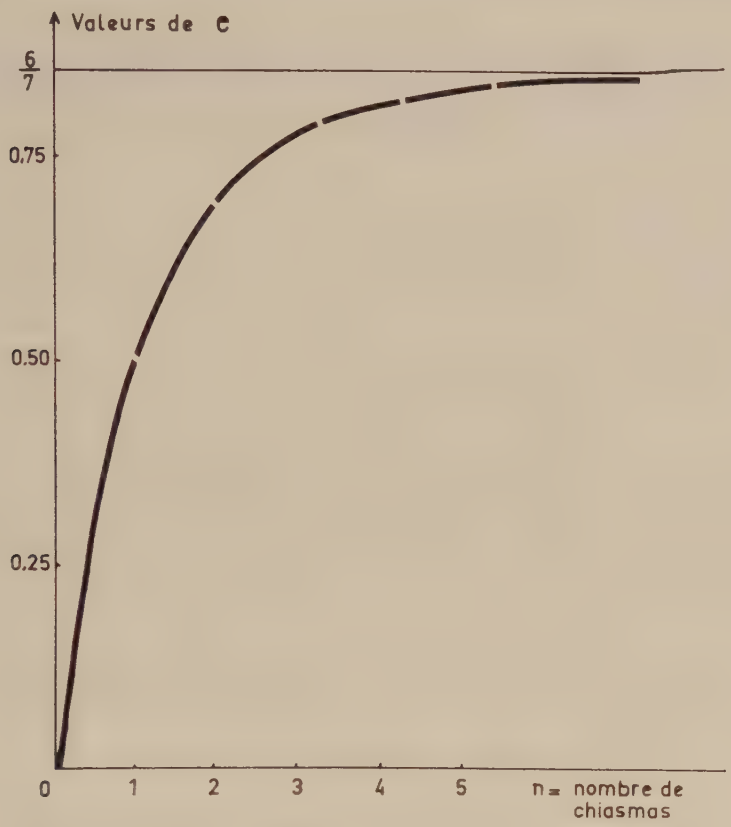


FIG. 4. — *Évolution du paramètre* e *quand le nombre de chiasmas augmente*

de chiasmas par unité de longueur plus élevée que les chromosomes longs.

Quoi qu'il en soit, un nombre moyen de 5 chiasmas doit être considéré, comme assez élevé. Bien qu'on ait pu dénombrer jusqu'à 15 chiasmas sur un même chromosome, la plupart des distributions pour un bras de chromosome ont pour moyenne 2 et 3 chiasmas.

La paramètre *e* ne prend donc qu'exceptionnellement la valeur 6/7.

3°) On a souvent attribué au paramètre *e* une signification comparable à celle du pourcentage de recombinaison chez les individus diploïdes. Il existe entre ces deux éléments une certaine analogie. Il faut cependant bien noter que ce paramètre *e* n'est pas du tout en relation linéaire avec la distance locus-centromère.

Si nous regroupons les valeurs limites et les valeurs caractéristiques des deux paramètres e et a, nous obtenons l'échelle de variation de l'indice de séparation α pour un locus donné.

TABLEAU 3

Échelle de variation du paramètre α

$e \rightarrow$ / $a \downarrow$	0 pas de C. O,	$\frac{7}{10}$ = 2 C. O.	$\frac{6}{7}$ nombre de C. O. > 5 ; Ségrégation chromatidique au hasard
0 = pas de tétravalents..	0	0	0
$\frac{1}{3}$ = séparation chromatidique au hasard.....	0	$\frac{7}{30}$ = 0,233 3	$\frac{2}{7}$ = 0,285 7
1 = non-disjonction constante.....	0	$\frac{7}{10}$ = 0,700 0	$\frac{6}{7}$ = 0,857 1

Le coefficient α peut donc varier de 0 à 6/7, mais cette gamme de variation renferme un maximum de probabilité pour des valeurs situées entre 0,1 et 0,25.

Cette étude schématique de la méiose des tétraploïdes, destinée avant tout à permettre l'interprétation de quelques disjonctions et de problèmes essentiels de génétique des populations, a fait abstraction de toutes les causes d'irrégularité de la méiose. Deux cas seulement ont été envisagés : les appariements sous forme de bivalents, et les appariements sous forme de tétravalents. Il n'est d'ailleurs pas essentiel, dans la réalité, d'attribuer une importance majeure aux formes déséquilibrées (univalents et trivalents), car elles aboutissent bien souvent à des formes gamétiques non viables.

CHAPITRE II

PROGRÈS VERS L'HOMOZYGOTIE D'UN INDIVIDU TÉTRAPLOÏDE QUI SE REPRODUIT EN AUTOFÉCONDATION STRICTE

Les différents individus d'une population de plantes allogames tétraploïdes, se maintiennent, pour un ensemble de gènes, à un niveau très fortement hétérozygote.

Pour un locus particulier cependant, si l'on n'envisage que le cas extrêmement simple de deux allèles A et *a*, la population peut présenter cinq catégories de génotypes :

— les quadruplex AAAA, que nous écrirons pour simplifier A_4 ;
— les triplex AAA*a*, que nous écrirons pour simplifier A_3 ;
— les duplex AA*aa*, que nous écrirons pour simplifier A_2 ;
— les simplex A*aaa*, que nous écrirons pour simplifier A_1 ;
— les nulliplex *aaaa*, que nous écrirons pour simplifier A_0.

Ces cinq différents états hétérozygotes rendent difficile la caractérisation d'une population à une génération donnée : pour ce facteur A*a*, une population tétraploïde à une génération *n* pourra être définie à l'aide des fréquences des cinq génotypes :

$$\underset{n}{A_4} \quad \underset{n}{A_3} \quad \underset{n}{A_2} \quad \underset{n}{A_1} \quad \underset{n}{A_0}$$

correspondant respectivement aux quadruplex, triplex, duplex, simplex et nulliplex.

I. — Matrices de génération et vecteurs-génération

Génération n → / Génération $n+1$ ↓	$\underset{n}{A_4}$	$\underset{n}{A_3}$	$\underset{n}{A_2}$	$\underset{n}{A_1}$	$\underset{n}{A_0}$	
$\underset{n+1}{A_4}$	a_{11}	a_{12}	a_{13}	a_{14}	a_{15}	
$\underset{n+1}{A_3}$	a_{21}	a_{22}	a_{23}	a_{24}	a_{25}	
$\underset{n+1}{A_2}$	a_{31}	a_{32}	a_{33}	a_{34}	a_{35}	
$\underset{n+1}{A_1}$	a_{41}	a_{42}	a_{43}	a_{44}	a_{45}	
$\underset{n+1}{A_0}$	a_{51}	a_{52}	a_{53}	a_{54}	a_{55}	(1)

Dans un système de reproduction donné, il peut être possible d'exprimer le passage d'une génération à la suivante sous la forme d'un tableau. Ce tableau comprend, par exemple, 25 cases dans le cas d'un individu tétraploïde (ci-avant).

Cet ensemble exprime, par exemple, l'origine de la fréquence des individus triplex $A_{3\,n+1}$ à la génération $n + 1$.

$$A_{3\,n+1} = a_{21}\, A_{4\,n} + a_{22}\, A_{3\,n} + a_{23}\, A_{2\,n} + a_{24}\, A_{1\,n} + a_{25}\, A_{0\,n}. \qquad (2)$$

Connaissant les fréquences des divers génotypes à une génération n, on passe donc à la génération suivante d'une manière exactement semblable au déplacement d'un vecteur dans l'espace.

En effet, dans un plan, un vecteur $\vec{U}$, défini par ses deux projections u_1 et u_2 sur un système d'axes rectangulaires, est transformé en un vecteur $\vec{V}$ de composantes v_1 et v_2 par une transformation linéaire qui peut s'écrire :

$$\begin{cases} a_{11}\, u_1 + a_{12}\, u_2 = v_1 \\ a_{21}\, u_1 + a_{22}\, u_2 = v_2. \end{cases} \qquad (3)$$

Ces expressions (3), sont tout à fait comparables à l'expression (2). Les cinq fréquences qui caractérisent une génération donnée d'une population tétraploïde définissent donc dans un espace à 5 dimensions un vecteur caractérisant lui aussi cette génération. Ce vecteur peut être appelé vecteur-génération.

Et de même que l'expression (3) peut s'écrire sous forme matricielle :

$$\begin{Vmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{Vmatrix} \begin{Vmatrix} u_1 \\ u_2 \end{Vmatrix} = \begin{Vmatrix} V_1 \\ V_2 \end{Vmatrix}. \qquad (4)$$

de même le tableau (1) peut prendre la forme d'une matrice appelée matrice de génération.

Un système de reproduction défini transforme le vecteur génération $\vec{N}$ en un vecteur de génération $\overrightarrow{N + 1}$.

Si cette transformation est linéaire, nous pouvons écrire :

$$\| G \| \quad \| = \| N + 1 \| \qquad (5)$$

où $\| G \|$ est la matrice de génération.

Cette même matrice exprime d'ailleurs le passage du vecteur $\overrightarrow{N + 1}$ au vecteur $\overrightarrow{N + 2}$.

Le problème qui se pose en génétique des populations est tout d'abord la définition d'une expression G permettant à une génération zéro prise comme origine de prévoir la constitution de la population après n générations d'un système de reproduction donné.

Nous aurions alors :

$$\| N \| = \| G \|^{n} \cdot \| O \|. \qquad (6)$$

Le calcul de la matrice G^n nécessite l'utilisation de quelques caractéristiques matricielles que nous allons définir.

II. — Caractéristiques matricielles : valeurs propres et directions propres

Étant donné un vecteur $\vec{V}$ obtenu par la transformation $\vec{V} = \| G \| \vec{U}$ (7), la condition nécessaire et suffisante pour que $\vec{V}$ et $\vec{U}$ aient même direction est que l'on puisse trouver des valeurs λ telles que :

$$\lambda \vec{U} = \vec{V}. \tag{8}$$

Ce vecteur $\vec{U}$ peut d'ailleurs s'écrire sous deux formes. Sous la forme d'une matrice colonne $\| C \|$ ou sous la forme d'une matrice ligne $\| L \|$.

On obtient à partir des relations (7) et (8) les deux expressions équivalentes suivantes :

$$\| G \| \quad \| C \| = \lambda \| C \|. \tag{9}$$

$$\| L \| \quad \| G \| = \lambda \| L \|. \tag{10}$$

Les valeurs de λ sont appelées valeurs propres et les expressions $\| C \|$ et $\| L \|$ correspondantes, sont respectivement nommées directions propres colonnes ou modes à droite et directions propres lignes ou modes à gauche.

Reprenant l'expression relative à la direction propre-ligne $\| L \|$ (10), on peut l'expliciter en développant comme suit l'expression matricielle :

$$\| L_1 L_2 L_3 L_4 L_5 \| \| G \| = \lambda \| L_1 L_2 L_3 L_4 L_5 \| \tag{11}$$

c'est-à-dire :

$$\begin{cases} L_1 a_{11} + L_2 a_{21} + L_3 a_{31} + \cdots + L_5 a_{51} = \lambda L_1 \\ \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots \\ \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots \\ \cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots\cdots \\ L_1 a_{15} + L_2 a_{25} + \cdots\cdots\cdots\cdots + L_5 a_{55} = \lambda L_5. \end{cases} \tag{12}$$

On obtient ainsi les valeurs propres $\lambda_1, \lambda_2 \ldots \lambda_n$ d'une matrice $\| G \|$ d'ordre n.

L'expression (10) peut être multipliée par la matrice $\| N \|$ c'est-à-dire par la matrice des fréquences des divers génotypes ou encore la matrice représentée par le vecteur génération $\vec{N}$. Ceci nous donne :

$$\| L \| \| G \| \| N \| = \lambda \| L \| \| N \|$$

qui d'après la relation (5) peut s'écrire :

$$\| L \| \| N + 1 \| = \lambda \| L \| \| N \|.$$

On écrirait de même :

$$\| L \| \| N \| = \lambda \| L \| \| N - 1 \|$$

$$\| L \| \| 1 \| = \lambda \| L \| \| O \|.$$

D'où cette formule très intéressante :

$$\| L \| \| N \| = \lambda^n \| L \| \| O \|. \tag{15}$$

Ces produits $\| L \| \| N \|$ constituent, comme le montre la formule (15), des relations

entre les fréquences des génotypes qui restent indépendantes des générations. Les auteurs anglais les nomment « Principal components of Frequency » (FISHER : *Theory of Inbreeding*). Nous traduirons : composants principaux de la fréquence.

Il est toujours possible d'exprimer les fréquences des différents génotypes à la $n^{\text{ième}}$ génération en fonction des composants principaux de la fréquence. A l'aide de la relation (15) on remonte ensuite à la génération d'origine. On établit ainsi la matrice $\| G \|^n$.

Une autre méthode de calcul de la $n^{\text{ième}}$ puissance de la matrice de génération consiste à appliquer la formule de FRAZER DUNCAN et COLLAR (M. DENIS-PAPIN et A. KAUFMANN) :

$$\| G \|^n = \lambda_1^n \| Q_1 \| + \lambda_2^n \| Q_2 \| + \cdots + \lambda_5^n \| Q_5 \| \tag{16}$$

où les matrices $\| Q \|_i$ ont la valeur suivante :

$$Q_i = \frac{\prod\limits_{j \neq i} (\lambda_j \| 1 \| - \| G \|)}{\prod\limits_{j \neq i} (\lambda_j - \lambda_i)}.$$

L'application de cette formule est souvent plus longue que la méthode qui utilise les composants principaux de la fréquence.

III. — Application à la matrice de génération des tétraploïdes

L'étude de la méiose, dans les hypothèses définies plus haut, en tenant compte de la fréquence moyenne de séparation équationnelle et du taux moyen de non-disjonction chromosomique, donne, pour les divers génotypes contenus dans une population tétraploïde, les fréquences gamétiques suivantes :

Génotype parental	Proportions gamétiques AA	A*a*	*aa*
A_4	1	0	0
A_3	$\frac{4+\alpha}{8}$	$\frac{4-2\alpha}{8}$	$\frac{\alpha}{8}$
A_2	$\frac{1+\alpha}{6}$	$\frac{4-2\alpha}{6}$	$\frac{1+\alpha}{6}$
A_1	$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{4-2\alpha}{8}$	$\frac{4+\alpha}{8}$
A_0	0	0	1

Si ces individus se reproduisent en autofécondation, la matrice de génération s'obtient simplement en élevant au carré les fréquences gamétiques des génotypes d'une génération N. Puisqu'il existe une symétrie entre simplex et triplex, nulliplex et quadruplex en ce qui concerne la formation de gamètes homozygotes, la matrice de génération est symétrique par rapport à son terme central.

On peut, d'autre part, réduire d'une unité l'ordre de cette matrice en tenant compte du fait que la somme des fréquences génotypiques doit être égale à 1. On obtient immédiatement la fréquence des nulliplex en calculant le complément à 1 de la somme des fréquences des autres génotypes.

La matrice de génération dans l'autofécondation d'un tétraploïde est donc ici d'ordre 4 et s'écrit :

$$\left\| \begin{matrix} A_4 \\ {}_{n+1} \\ A_3 \\ {}_{n+1} \\ A_2 \\ {}_{n+1} \\ A_1 \\ {}_{n+1} \end{matrix} \right\| = \left| \begin{array}{c|c|c|c} 1 & \frac{1}{4} + \frac{1}{8}\alpha + \frac{1}{64}\alpha^2 & \frac{1}{36} + \frac{1}{18}\alpha + \frac{1}{36}\alpha^2 & \frac{1}{64}\alpha^2 \\ \hline 0 & \frac{1}{2} - \frac{1}{8}\alpha - \frac{1}{16}\alpha^2 & \frac{2}{9} + \frac{1}{9}\alpha - \frac{1}{9}\alpha^2 & \frac{1}{8}\alpha - \frac{1}{16}\alpha^2 \\ \hline 0 & \frac{1}{4} - \frac{1}{8}\alpha + \frac{3}{32}\alpha^2 & \frac{1}{2} - \frac{1}{3}\alpha + \frac{1}{6}\alpha^2 & \frac{1}{4} - \frac{1}{8}\alpha + \frac{2}{32}\alpha^2 \\ \hline 0 & \frac{1}{8}\alpha - \frac{1}{16}\alpha^2 & \frac{2}{9} + \frac{1}{9}\alpha - \frac{1}{9}\alpha^2 & \frac{1}{2} - \frac{1}{8}\alpha - \frac{1}{16}\alpha^2 \end{array} \right| \left\| \begin{matrix} A_4 \\ {}_n \\ A_3 \\ {}_n \\ A_2 \\ {}_n \\ A_1 \\ {}_n \end{matrix} \right\| \tag{19}$$

La recherche des valeurs propres se fait suivant le schéma classique et donne les quatre racines suivantes :

1 — $\lambda_1 = 1$

2 — $\lambda_2 = \frac{1}{2}\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right)$

3 — $\lambda_3 = \frac{1}{6}(5 - \alpha)$

4 — $\lambda_4 = \frac{1}{24}(2 - \alpha)^2.$ (20)

Pour obtenir la matrice $\| G \|^n$ nous avons utilisé la formule de FRAZER DUNCAN et COLLAR.

Les matrices $\| Q_1 \|$ et $\| Q_2 \|$ correspondant aux valeurs propres λ_1 et λ_2 sont assez simples.

Par contre, les termes des matrices $\| Q_3 \|$ et $\| Q_4 \|$ ne peuvent s'écrire que sous forme de développements limités.

Comme dans la pratique la valeur de α dépasse rarement 2/7, nous avons supprimé dans cette formule les termes d'ordre supérieur à 4.

La matrice générale de génération $\| G \|^n$ s'écrit alors, en posant :

$$B = \frac{1}{8}\alpha - \frac{7}{16 \times 4}\alpha^2 + \frac{1}{16 \times 8}\alpha^3 - \frac{7}{16 \times 64}\alpha^4 + \cdots$$

Cette matrice de génération est surtout importante par les conclusions qu'elle suscite. Mais avant d'envisager cette question, il est indispensable de calculer la valeur des différentes cases de cette matrice pour des valeurs caractéristiques du coefficient α. Nous prendrons :

$\alpha = 0$ valable pour les loci de la région du centromère ;

$\alpha = 2/7$ qui correspond à une ségrégation du gène indépendamment du centromère ;

$\alpha = 1/7$ valeur moyenne applicable à la plupart des loci du chromosome.

$A_{4\,n}$	$\begin{matrix}11\\1\end{matrix}$	$\begin{matrix}12\\ \frac{3}{4}-\frac{1}{4}\lambda_2^n-\left(\frac{7}{16}+\frac{B}{4}\right)\lambda_3^n+\left(-\frac{1}{16}+\frac{B}{4}\right)\lambda_4^n\end{matrix}$	$\begin{matrix}13\\ \frac{1}{2}-\left(\frac{7}{12}+\frac{B}{3}\right)\lambda_3^n+\left(\frac{1}{12}+\frac{B}{3}\right)\lambda_4^n\end{matrix}$	52	51	$A_{4\,0}$
$A_{3\,n}$	$\begin{matrix}21\\0\end{matrix}$	$\begin{matrix}22\\ \frac{1}{2}\lambda_2^n+\left(\frac{1}{4}+B\right)\lambda_3^n+\left(\frac{1}{4}-B\right)\lambda_4^n\end{matrix}$	$\begin{matrix}23\\ \left(\frac{1}{3}+\frac{4}{3}B\right)\lambda_3^n-\left(\frac{1}{3}+\frac{4}{3}B\right)\lambda_4^n\end{matrix}$	42	41	$A_{3\,0}$
$A_{2\,n}$	$\begin{matrix}31\\0\end{matrix}$	$\begin{matrix}32\\ \left(\frac{3}{8}-\frac{3}{2}B\right)\lambda_3^n+\left(-\frac{3}{8}+\frac{3}{2}B\right)\lambda_4^n\end{matrix}$	$\begin{matrix}33\\ \left(\frac{1}{2}-2B\right)\lambda_3^n+\left(\frac{1}{2}+2B\right)\lambda_4^n\end{matrix}$	32	31	$A_{2\,0}$
$A_{1\,n}$	$\begin{matrix}41\\0\end{matrix}$	$\begin{matrix}42\\ -\frac{1}{2}\lambda_2^n+\left(\frac{1}{4}+B\right)\lambda_3^n+\left(\frac{1}{4}-B\right)\lambda_4^n\end{matrix}$	23	22	21	$A_{1\,0}$
$A_{0\,n}$	$\begin{matrix}51\\0\end{matrix}$	$\begin{matrix}52\\ \frac{1}{4}+\frac{1}{4}\lambda_2-\left(\frac{7}{16}+\frac{B}{4}\right)\lambda_3^n+\left(-\frac{1}{16}+\frac{B}{4}\right)\lambda_4^n\end{matrix}$	13	12	11	$A_{0\,0}$

Matrice carrée 5 × 5 à compléter par symétrie par rapport à la case 33

	$\alpha = 0$
Valeur de B	$B = 0$
Case $_{11}$	1
n_{12}	$\frac{3}{4} - \frac{1}{4}\left(\frac{1}{2}\right)^n - \frac{7}{6}\left(\frac{5}{6}\right)^n - \frac{1}{16}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{22}	$\frac{1}{2}\left(\frac{1}{2}\right)^n + \frac{1}{4}\left(\frac{5}{6}\right)^n + \frac{1}{4}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{32}	$\frac{3}{8}\left(\frac{5}{6}\right)^n - \frac{3}{8}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{42}	$-\frac{1}{2}\left(\frac{1}{2}\right)^n + \frac{1}{4}\left(\frac{5}{6}\right)^n + \frac{1}{4}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{52}	$\frac{1}{4} + \frac{1}{4}\left(\frac{1}{2}\right)^n - \frac{7}{16}\left(\frac{5}{6}\right)^n - \frac{1}{16}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{13}	$\frac{1}{2} - \frac{7}{12}\left(\frac{5}{6}\right)^n + \frac{1}{12}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{23}	$\frac{1}{3}\left(\frac{5}{6}\right)^n - \frac{1}{3}\left(\frac{1}{6}\right)^n$
n_{33}	$\frac{1}{2}\left(\frac{5}{6}\right)^n + \frac{1}{2}\left(\frac{1}{6}\right)^n$

	$\alpha = \frac{1}{7}$
Valeur de B	$B = 0{,}015\,149$
Case n_{11}	1
n_{12}	$\frac{3}{4} - \frac{1}{4}\left(\frac{13}{28}\right)^n - 0{,}433\,713\left(\frac{17}{21}\right)^n - 0{,}058\,713\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{22}	$\frac{1}{2}\left(\frac{13}{28}\right)^n + 0{,}265\,149\left(\frac{17}{21}\right)^n + 0{,}234\,851\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{32}	$+ 0{,}352\,277\left(\frac{17}{21}\right)^n - 0{,}352\,277\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{42}	$-\frac{1}{2}\left(\frac{13}{28}\right)^n + 0{,}265\,149\left(\frac{17}{21}\right)^n + 0{,}234\,851\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{52}	$\frac{1}{4} + \frac{1}{4}\left(\frac{13}{28}\right)^n - 0{,}441\,287\left(\frac{17}{21}\right)^n - 0{,}058\,713\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{13}	$\frac{1}{2} - 0{,}588\,383\left(\frac{17}{21}\right)^n + 0{,}088\,383\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{23}	$0{,}353\,532\left(\frac{17}{21}\right)^n - 0{,}353\,532\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$
n_{33}	$0{,}492\,425\left(\frac{17}{21}\right)^n + 0{,}507\,574\left(\frac{169}{24 \times 49}\right)^n$

	$\alpha = \frac{2}{7}$
Valeur de B	$B = 0{,}026\,921$
Case n_{11}	1
n_{12}	$\frac{3}{4} - \frac{1}{4}\left(\frac{3}{7}\right)^n - 0{,}444\,23\left(\frac{11}{14}\right)^n - 0{,}055\,77\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{22}	$\frac{1}{2}\left(\frac{3}{7}\right)^n + 0{,}276\,92\left(\frac{11}{14}\right)^n + 0{,}223\,08\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{32}	$+ 0{,}334\,62\left(\frac{11}{14}\right)^n - 0{,}334\,62\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{42}	$-\frac{1}{2}\left(\frac{3}{7}\right)^n + 0{,}276\,92\left(\frac{11}{14}\right)^n + 0{,}223\,08\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{52}	$\frac{1}{4} + \frac{1}{4}\left(\frac{3}{7}\right)^n - 0{,}444\,23\left(\frac{11}{14}\right)^n - 0{,}055\,77\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{13}	$\frac{1}{2} - 0{,}592\,30\left(\frac{11}{14}\right)^n + 0{,}092\,31\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{23}	$0{,}369\,23\left(\frac{11}{14}\right)^n - 0{,}369\,23\left(\frac{6}{49}\right)^n$
n_{33}	$0{,}446\,16\left(\frac{11}{14}\right)^n + 0{,}553\,84\left(\frac{6}{49}\right)^n$

IV. — Éléments apportés par la matrice de génération des tétraploïdes

L'utilisation de la consanguinité chez des plantes allogames a comme but essentiel la recherche d'un accroissement d'homogénéité. L'homozygotie, dans le cas simple des allèles A et *a*, est réalisée chez un autotétraploïde par les génotypes quadruplex et nulliplex.

La matrice générale de génération nous montre que la probabilité d'obtention d'un type homozygote A_4 est fonction de plusieurs éléments :

1° du nombre de générations successives qui ont été soumises à l'autofécondation.

2° du génotype de la plante qui a servi de départ à l'autofécondation.

3° de la situation du locus sur le chromosome et du déroulement de la méiose chez l'individu en étude.

Si nous prenons dans la population initiale, une plante mère simplex pour le gène en cause, après *n* générations d'autofécondation, nous obtiendrons dans la descendance issue de cette plante, une fréquence de quadruplex donnée par la relation :

$$\underset{n}{A_4} = n_{14}\,\underset{0}{A_1}.$$

Si nous étions partis d'un individu duplex cette fréquence serait :

$$\underset{n}{A_4} = n_{13} \underset{0}{A_2}.$$

A partir d'un triplex on aurait eu :

$$\underset{n}{A_4} = n_{12} \underset{0}{A_3}.$$

Le tableau qui suit précise les valeurs des équations précédentes pour une et pour 10 générations d'autofécondation.

Génotype plante mère	Probabilité d'obtention du quadruplex					
	Après 1 génération d'autofécondation			Après 10 générations d'autofécondation		
	$\alpha = 0$	$\alpha = \frac{1}{7}$	$\alpha = \frac{2}{7}$	$\alpha = 0$	$\alpha = \frac{1}{7}$	$\alpha = \frac{2}{7}$
Simplex ...	0	0,000 41	0,001 314	0,179 632	0,196 88	0,210 22
Duplex	0,0277 8	0,035 99	0,045 94	0,405 83	0,428 83	0,446 90
Triplex	0,25	0,277 20	0,287 00	0,679 13	0,699	0,711

(23)

On arrive donc aux trois groupes de conclusions suivants :

1° Dans le cas d'un gène représenté par deux allèles A et *a*, le facteur qui joue le rôle essentiel pour l'obtention d'un individu quadruplex est le génotype de la plante de départ : après 10 générations d'autofécondation, les probabilités sont 3 fois plus élevées si l'on est parti d'un triplex plutôt que d'un simplex.

2° La position du gène sur le chromosome et les modalités de déroulement de la méiose (exprimées par les différentes valeurs du paramètre α) ont une très nette influence dans le cas d'un simplex en permettant après une seule génération d'autofécondation, la réalisation d'une certaine proportion de gamètes ayant subi une méiose pseudo-équationnelle et donnant dans la descendance une fréquence non nulle de quadruplex.

L'intervention du coefficient α se manifeste encore par exemple dans les différences entre descendances d'un duplex ayant subi une génération d'autofécondation : on passe en effet de 2,8 p. 100 d'homozygotes dominants à 4,6 p. 100 selon que le locus considéré est totalement lié ou totalement indépendant du centromère.

3° Quelles que soient les caractéristiques de la méiose et la position du locus considéré, le caractère essentiel exprimé par cette matrice de génération des tétraploïdes est la lenteur d'évolution et d'homogénéisation de familles soumises à une autofécondation.

En effet, même lorsqu'on se place dans les meilleures conditions : caractère monofactoriel, plante de départ triplex, valeur élevée de l'indice de séparation ($\alpha = 2/7$), il reste encore après 10 générations de consanguinité très étroite obtenue

par l'autofécondation, 29 p. 100 d'individus hétérozygotes dans la descendance. Cette valeur extrêmement élevée nous amène à comparer les vitesses d'évolution du pourcentage d'hétérozygotes chez un diploïde et chez l'autotétraploïde correspondant, lorsque tous deux sont soumis à une série d'autofécondations.

La proportion d'hétérozygotes dans la descendance d'un individu diploïde A*a* est donnée à la génération *n* par l'expression :

$$\text{Hétérozygotes diploïdes} = \left(\frac{1}{2}\right)^n$$

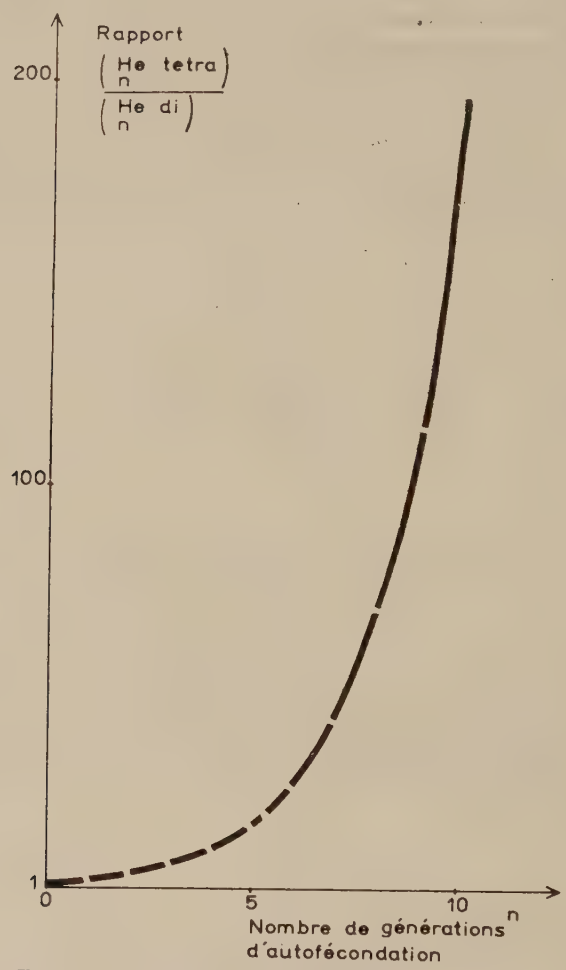


FIG. 5. — *Influence de la consanguinité sur la proportion de génotypes hétérozygotes*

La matrice de génération (21) nous donne la proportion d'hétérozygotes tétraploïdes à une même génération *n* (pour des raisons de simplification nous considérerons que $\alpha = 0$).

$$\text{Hétérozygotes tétraploïdes} = \frac{7 \times 5^n + 1}{8 \times 6^n}\left(A_{\substack{3\\0}} + A_{\substack{1\\0}}\right) + \frac{7 \times 5^n - 1}{6 \times 6^n} A_{\substack{2\\0}}$$

Si nous partons de l'individu hétérozygote duplex : AA*aa* qui correspond à l'individu diploïde A*a*, le rapport entre les fréquences d'hétérozygotes tétra et diploïdes s'écrit :

$$\frac{(\text{Hét. tétra.})_n}{(\text{Hét. di.})_n} = \frac{\dfrac{7 \times 5^n - 1}{6 \times 6^n}}{\left(\dfrac{1}{2}\right)^n}$$

Lorsque n est grand :

$$\frac{\text{Hét. tétra.}}{\text{Hét. di.}} \sim \frac{7}{6} \cdot \left(\frac{5}{3}\right)^n$$

Ce rapport tend évidemment vers l'infini lorsque n devient très grand. Il est surtout intéressant de connaître ses valeurs approximatives pendant les dix premières générations d'autofécondation.

Nombre de générations	Rapport Het. tétra / Hét. di	Nombre de générations	Rapport Het. tétra / Hét. di
1.....	1,9	6	25,0
2.....	3,2	7	41,6
3.....	5,4	8	69,4
4.....	9,0	9	115,7
5.....	15,0	10	192,2

Comme l'exprime le graphique (5) après 10 générations d'autofécondations, il reste environ deux cents fois plus de types hétérozygotes dans une famille tétraploïde que dans la descendance d'une même plante à l'état diploïde.

Conclusion

En ce qui concerne l'illustration des résultats mathématiques présentés ici on peut signaler, à titre d'exemple, des études de l'hérédité de l'albinisme, de la pilosité des gaines, de la ciliation de la base des limbes chez le dactyle (*Dactylis glomerata* L.), l'hérédité de la bigarrure des fleurs de luzerne.

Les résultats apportés par la matrice de génération pour l'autofécondation montrent qu'il est illusoire d'espérer obtenir des lignées pures chez les espèces tétraploïdes, mais permettent de prévoir pendant combien de générations on doit travailler les lignées pour obtenir un degré d'homozygotie déterminé.

Pour la fixation de certains caractères morphologiques utilisés pour l'identification de variétés (coloration pourpre foncé des fleurs, absence de pigments floraux, présence de folioles supplémentaires, etc.), la matrice de génération permet de prévoir le nombre approximatif de plantes à autoféconder dans une lignée.

Enfin l'extension de ces résultats à l'étude de l'homogénéisation de fragments chromosomiques (théorie des jonctions proposée par sir R. Fisher) peut entraîner des conclusions intéressantes sur l'effet de diminution de vigueur dû à la consanguinité chez les tétraploïdes.

CHAPITRE III

COMPORTEMENT DES TÉTRAPLOÏDES EN PANMIXIE

Dans un programme d'amélioration de plantes allogames, le rétablissement de la vigueur des lignées autofécondées constitue généralement la deuxième partie du travail. On compense la dépression due à la consanguinité chez les lignées par un retour à l'état hétorozygote obtenu par fécondation croisée.

On connaît bien les conséquences de l'allogamie chez des individus diploïdes. Dans le cas de plantes polyploïdes, les problèmes qui se posent sont déjà un peu plus complexes :

— Après combien de générations peut-on obtenir une population en équilibre ?

— Quels sont les facteurs (composition allélique, modalités de déroulement de la méiose) qui définissent cet état d'équilibre.

— Combien faudrait-il de générations pour rétablir l'état hétérozygote maximum à partir de lignées pures ?

Dans les analyses qui vont suivre nous supposerons toujours que les pressions de mutation et de sélection sont nulles et que l'effectif de la population est suffisamment élevé pour que sa composition réelle ne diffère pas sensiblement de sa composition théorique.

I. — Évolution vers l'équilibre panmictique d'un type de gamète donné

Si nous nous intéressons aux populations gamétiques d'individus tétraploïdes nous pouvons ramener les gamètes diploïdes à deux types : nous dirons qu'un gamète est « hétérozygote » lorsque sa constitution à un locus donné est du type *ab*, et qu'un gamète du type *aa* ou *bb* est « homozygote ».

Comme nous admettons en première approximation que la combinaison de ces gamètes s'effectue parfaitement au hasard, il est toujours possible de repasser rapidement d'une constitution gamétique à la population zygotique qui en est issue par des relations du type suivant :

$$x = aa \qquad y = ab \qquad z = bb$$

correspondant à la population zygotique :

$$\begin{aligned} x^2 &= aaaa \\ 2\,xy &= aaab \\ (y^2 + 2\,xz) &= aabb \\ 2\,yz &= abbb \\ z^2 &= bbbb. \end{aligned}$$

Considérons donc un certain allèle a, de fréquence p dans une population se reproduisant en panmixie. Cette fréquence doit rester constante à travers toutes les générations puisque nous supposons qu'il n'y a ni sélection, ni mutation.

Soit x_N la fréquence à la génération N des gamètes aa. Proposons-nous de rechercher les fréquences de ces gamètes homozygotes à la génération suivante :

On peut écrire que x_{N+1} comprend d'une part :

1) des gamètes issus de méioses pseudo-réductionnelles ;
2) d'autre part des gamètes ayant reproduit la combinaison parentale sans qu'il se produise une méiose pseudo-réductionnelle ;
3) des gamètes aa ayant été réalisés par combinaison panmictique.

Pour la première catégorie, qui comprend des gamètes dont les deux allèles sont frères, la formule gamétique aa se réalise avec la fréquence :

$$\frac{\alpha}{2} \cdot p.$$

L'ensemble des 2e et 3e catégories représente une fraction $\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right)$ des gamètes.

La deuxième origine possible provient d'une reproduction dans une méiose normale de la combinaison parentale dont la fréquence était x_N. Comme dans un noyau d'interphase, il y a une chance sur trois pour qu'un centromère se retrouve avec un centromère entraînant les mêmes allèles, cette situation se réalise avec une fréquence :

$$\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right) \cdot \frac{1}{3} \cdot x_N.$$

La troisième catégorie comprend les recombinaisons panmictiques qui reproduisent le type homozygote, leur fréquence est le produit de $\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right)$ représentant l'ensemble des gamètes n'ayant pas été recombinés dans une méiose pseudo-équationnelle, par p^2 fréquence panmictique de aa pour $\alpha = 0$, et par $2/3$ probabilité de recombinaison.

Nous avons donc ici :

$$\left(1 - \frac{\alpha}{2}\right) \cdot \frac{2}{3} \cdot p^2.$$

L'expression d'ensemble de x_{N+1} s'écrit donc :

$$x_{N+1} = \left(\frac{2-\alpha}{6}\right) \cdot \left(x_N + 2p^2\right) + \frac{\alpha}{2} p.$$

Cette expression s'écrit encore :

$$x_{N+1} = \left(\frac{2-\alpha}{6}\right) x_N - \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha} \left[\left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N - 1\right]$$

ce qui permet par récurrence d'écrire les formules suivantes :

$$\boxed{x_N = \left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N x_0 - \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha} \left[\left(\frac{2-\alpha}{5}\right)^N - 1\right]} \qquad (1)$$

ou encore :

$$\boxed{x_N - \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha} = \left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N \cdot \left(x_0 - \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha}\right)}. \qquad (2)$$

Ce mode de raisonnement nous a été proposé par M. le professeur Ph. L'HÉRITIER en remplacement d'une méthode de calcul plus lourde qui utilisait la récurrence entre les fréquences des différents types gamétiques.

Cette formule générale fait apparaître la valeur limite de l'équilibre panmictique :

$$\frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha}.$$

Cette expression se réduit évidemment à p^2 lorsque a est nul.

On constate d'autre part, suivant la règle générale de la panmixie, que pour le passage d'une génération à la suivante, l'intervalle qui sépare le niveau des fréquences à une génération donnée du niveau d'équilibre décroît d'un facteur constant qui est ici $\frac{2-\alpha}{6}$.

On peut aussi noter que l'expression :

$$x - \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha}$$

a tout à fait la valeur d'un composant principal de la fréquence en calcul matriciel : (expression d'une fréquence génotypique qui est multipliée par un facteur constant à chaque passage de génération).

II. — Cas d'une population bi-allélique

Plaçons-nous dans le cas d'un gène représenté simplement dans la population par deux allèles A et a.

A une génération n donnée on peut définir la population en panmixie par les fréquences de ses différents types gamétiques :

$$x_N AA \qquad y_n Aa \qquad \textit{et } z_n aa.$$

La population zygotique issue de cette constitution gamétique s'écrit :

$$x_n^2 A_4 + 2x_n y_n A_3 + (y_n^2 + 2x_n z_n) A_2 + 2y_n z_n A_1 + z_n^2 A_0.$$

Les expressions (1) et (2) nous permettent de suivre l'évolution de cette population.

On peut constater qu'en fonction de p fréquence de l'allèle A ou en fonction

du rapport u des fréquences de l'allèle A à l'allèle a, les formes d'équilibre des différents types gamétiques s'écrivent :

$$x_E = \frac{2(2-\alpha)p^2 + 3\alpha p}{4+\alpha} = \frac{(4+\alpha)u^2 + 3\alpha u}{(4+\alpha)(1+u)^2}$$

$$z_E = \frac{4+\alpha+p(\alpha-8)+2(2-\alpha)p^2}{4+\alpha} = \frac{4+\alpha+3\alpha u}{(4+\alpha)(1+u)^2}$$

$$y_E = \frac{4p(2-\alpha)(1-p)}{4+\alpha} = \frac{4u(2-\alpha)}{(4+\alpha)(1+u)^2}$$

La vitesse d'approche à chaque génération est évidemment de $\frac{2-\alpha}{6}$. La population n'atteint donc son équilibre théorique que très lentement, contrairement à ce qui se passe chez les diploïdes dans les conditions d'application de la loi de HARDY-WEINBERG où l'équilibre est atteint en deux générations.

On constate en outre que la valeur de l'équilibre final ne dépend que des conditions de déroulement des méioses et de la fréquence initiale des allèles.

III. — Application à l'évolution d'un hybride simple

Supposons qu'après un travail d'homogénéisation par autofécondation d'une plante naturellement allogame, nous ayons obtenu deux lignées homozygotes pour le caractère conditionné par un facteur A, l'une des lignées possédant les allèles dominants et l'autres les allèles récessifs. Si nous réalisons le croisement entre ces deux lignées, nous pouvons suivre à l'aide des résultats précédents l'évolution de cet hybride lorsqu'on le multiplie en fécondation libre.

Les deux lignées ont des vigueurs et des fécondités comparables, on peut donc admettre que les fréquences des allèles A et a sont égales ($u = 1$).

La constitution de la population à une génération N s'écrit alors :

$$y_N = \frac{\alpha-2}{\alpha+4}\left[\left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N - 1\right]$$

$$x_N = -\frac{1}{2}\frac{\alpha-2}{\alpha+4}\left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N + \frac{\alpha+1}{\alpha+4}$$

$$z_N = -\frac{1}{2}\frac{\alpha-2}{\alpha+4}\left(\frac{2-\alpha}{6}\right)^N + \frac{\alpha+1}{\alpha+4}.$$

Si le nombre de générations n devient très grand, c'est-à-dire en pratique si cet hybride est constamment multiplié par voie sexuée et sans nouvelle sélection la population évolue vers l'équilibre suivant :

$$y_E = -\frac{\alpha-2}{\alpha+4}$$

$$x_E = \frac{\alpha+1}{\alpha+4}$$

$$z_E = \frac{\alpha+1}{\alpha+4}.$$

Indépendamment de la lenteur d'évolution vers l'équilibre, il est assez curieux de constater que chez un tétraploïde, la position du locus sur le chromosome et les modalités de déroulement de la méiose entraînent des modifications non seulement de la vitesse d'approche vers l'équilibre, mais aussi du niveau d'équilibre lui-même (fig. 6).

Nous envisagerons pour illustrer ceci les deux cas suivants :

1) $\alpha = 0$

La constitution gamétique de la population tend vers l'équilibre suivant :

$$\frac{1}{4}AA \qquad \frac{1}{2}Aa \qquad \frac{1}{2}aa$$

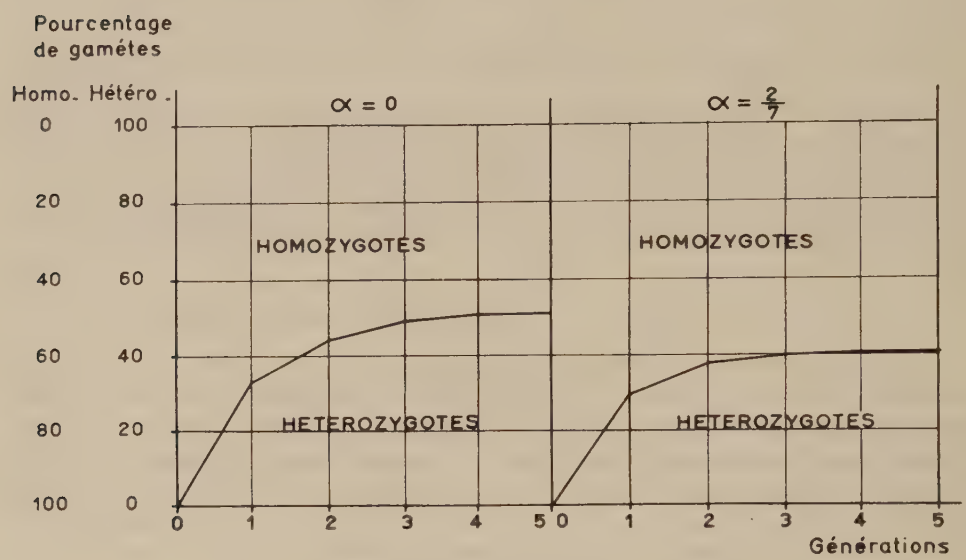


Fig. 6. — *Évolution des fréquences gamétiques en panmixie*

qui correspond aux proportions suivantes pour les génotypes :

$$\frac{1}{16}A_4 \qquad \frac{1}{4}A_3 \qquad \frac{3}{8}A_2 \qquad \frac{1}{4}A_1 \qquad \frac{1}{16}A_0$$

Cet équilibre n'est parfaitement atteint qu'après un nombre infini de générations en panmixie.

Mais si l'on admet qu'en pratique, on peut considérer qu'un équilibre est atteint lorsque la variation des fréquences gamétiques n'excède pas 1 pour 1 000 d'une génération à la suivante, cet équilibre pratique est obtenu après 5 générations de panmixie comme le montrent les fonctions suivantes :

$$y_E = -\frac{1}{2}\left(\frac{2}{6}\right)^N + \frac{1}{2}$$

$$x_E = \frac{1}{4}\left(\frac{2}{6}\right)^N + \frac{1}{4}$$

$$z_E = \frac{1}{4}\left(\frac{2}{6}\right)^N + \frac{1}{4}.$$

2) $\alpha = 2/7$

L'indice de séparation prend une valeur différente de zéro (nous choisissons la valeur caractéristique 2/7 à titre d'exemple).

Les constitutions gamétiques s'expriment alors de la façon suivante :

$$y_n = -\frac{2}{5}\left(\frac{2}{7}\right)^n + \frac{2}{5}$$

$$x_n = +\frac{1}{5}\left(\frac{2}{7}\right)^n + \frac{3}{10}$$

$$z_n = +\frac{1}{5}\left(\frac{2}{7}\right)^n + \frac{3}{10}$$

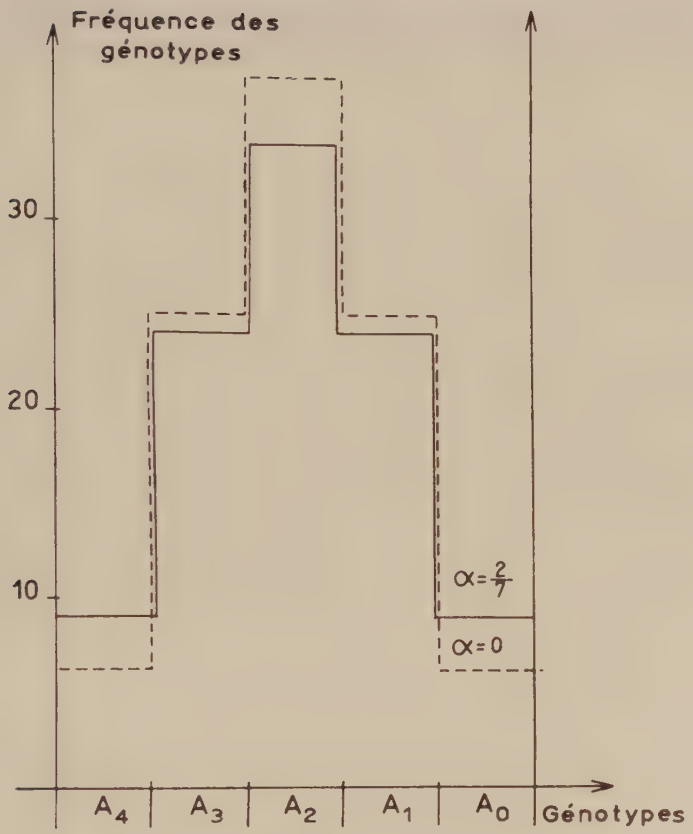


FIG. 7. — *Constitutions génotypiques à l'équilibre dans le cas d'une multiplication à partir d'un duplex*

L'état d'équilibre final est alors caractérisé par les proportions gamétiques suivantes :

$$\frac{3}{10}\,\mathrm{AA} \qquad \frac{4}{10}\,\mathrm{A}a \qquad \frac{3}{10}\,aa$$

ce qui correspond à la distribution génotypique suivante :

$$\frac{9}{100}\,\mathrm{A}_4 \qquad \frac{24}{100}\,\mathrm{A}_3 \qquad \frac{34}{100}\,\mathrm{A}_2 \qquad \frac{24}{100}\,\mathrm{A}_1 \qquad \frac{9}{100}\,\mathrm{A}_0.$$

La comparaison avec les expressions obtenues pour $\alpha = 0$ montre que dans le cas de caractères présentant une ségrégation indépendante du centromère, l'état d'équilibre est constitué par une proportion nettement plus élevée de types homozygotes (18 p. 100 au lieu de 12,5 p. 100).

	A_4	A_3	A_2	A_1	A_0
$\alpha = 0$	6,25	25	37,5	25	6,25
$\alpha = \frac{2}{7}$	9	24	34	24	9

Ces résultats s'expliquent par l'apparition, lorsque α n'est pas nul, d'une certaine proportion de gamètes ayant subi une double réduction (fig. 7).

CHAPITRE IV

ASPECT DE L'ÉVOLUTION DE L'ÉTAT HÉTÉROZYGOTE AU COURS DES GÉNÉRATIONS DE MULTIPLICATION D'UNE ESPÈCE ALLOGAME TÉTRAPLOÏDE

I. — Constitution d'une population pluriallélique

Pour une génération donnée d'une population tétraploïde se reproduisant en panmixie, à un locus où sont connus f états alléliques différents, les diverses structures gamétiques peuvent être rassemblées en deux catégories : les gamètes homozygotes et les gamètes hétérozygotes.

Les formules générales (1) et (2) chapitre III nous permettent d'analyser l'évolution de tels ensembles. Pour des raisons de simplification des développements et du nombre des paramètres, nous considérons en première approximation que l'indice α (caractéristique du déroulement de la méiose) est nul, et que la population est symétrique (c'est-à-dire que tous les allèles à un même locus ont des fréquences semblables). Ces deux restrictions n'entraînent d'ailleurs aucune modification majeure dans les conclusions finales.

L'expression (1) du chapitre III s'écrit alors :

$$\boxed{x_{N+1} = \frac{1}{3} x_N + \frac{2}{3} p^2}$$

nous avons de plus

$$p = \frac{1}{f}.$$

Et si P_N est la fréquence des gamètes homozygotes à une génération N, il s'ensuit que :

$$x_N = \frac{P_N}{f}.$$

Remarquons en outre que si y_n représente la fréquence d'un type de gamète hétérozygote nous avons :

$$y_N = \frac{1 - P_N}{C_f^2}.$$

L'expression (3) s'écrit donc ici :

$$P_{N+1} = \frac{1}{3f}(fP_N + 2)$$

ou encore :

$$P_{N+1} - P_N = \frac{2}{3f}(1 - fP_N).$$

II. — Évolution de la fréquence des gamètes homozygotes

Si on considère une population d'effectif suffisamment élevé pour que la dérive n'élimine aucun des f allèles, le sens de l'évolution des deux catégories gamétiques est défini une fois pour toutes et s'exprime de la manière suivante :

$$\Delta = P_{N+1} - P^N = \frac{2}{3f}(1 - fP_N)$$

La forme stable est évidemment $\frac{1}{f}$.

L'expression Δ est positive si $P_N < \frac{1}{f}$

est négative si $P_N > \frac{1}{f}$.

On pourrait d'ailleurs dire aussi, puisque la population est symétrique, que p^2 est la limite panmictique pour x_N et que les x suivent une fonction monotone croissante s'ils sont inférieurs à p^2, décroissante dans le cas contraire.

III. — Illustration dans le cas de quatre allèles différents à un locus donné

Ces 5 formes : quadruplex ou nulliplex, simplex ou triplex, duplex, trigénique et tétragénique produisent 10 types de gamètes : 4 types homozygotes *aa bb cc dd* et 6 types hétérozygotes. Nous pouvons tracer une courbe représentant l'intensité d'évolution vers l'équilibre panmictique dans le cas particulier où $f = 4$.

On a en effet dans ce cas :

$$P_{N+1} = \frac{1}{3}P_N + \frac{1}{6}$$

ou encore :

$$P_N = \left(P_0 - \frac{1}{4}\right)\left(\frac{1}{3}\right)^N + \frac{1}{4}.$$

Ce qui met bien en évidence la limite $\frac{1}{4}$ lorsque le nombre de générations augmente et la manière dont cet équilibre est atteint (fig. 6).

C'est ainsi que, dans une population constituée par :

$$\frac{1}{6}aabb + \frac{1}{6}aacc + \frac{1}{6}aadd + \frac{1}{6}bbcc + \frac{1}{6}bbdd + \frac{1}{6}ccdd,$$

Nous trouvons $\frac{1}{3}$ de gamètes homozygotes, c'est-à-dire un taux supérieur à

$\frac{1}{4}$, une telle population gamétique évoluera vers un équilibre contenant une plus forte fréquence de gamètes hétérozygotes.

Par contre, une population constituée de formes tétragéniques *abcd*, évoluera obligatoirement vers une diminution des gamètes hétérozygotes.

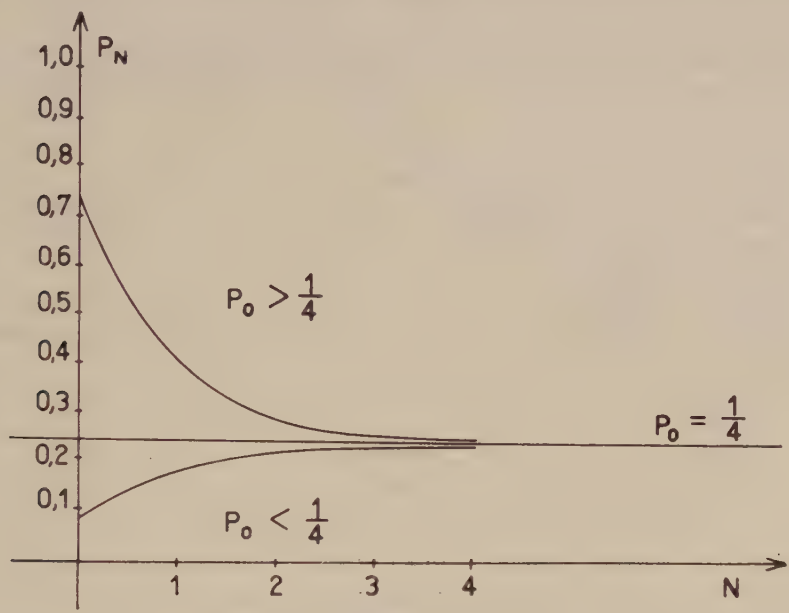


FIG. 8. — *Évolution de la fréquence des gamètes homozygotes P_N en fonction du nombre de générations N*
La courbe est tracée dans le cas particulier de 4 allèles différents au locus considéré

Dans le cas particulier de 4 allèles au même locus, on obtient les 35 génotypes suivants :

Formes	Génotypes	Fréquence de l'un des génotypes à une génération
4 quadruplex ou nulliplex	*aaaa bbbb cccc dddd*	x_N^2
12 triplex ou simplex	*aaab aaac aaad* *aaab accc addd bbbc* *bbbd bccc bddd cccd cddd*	$2x_N\, y_N$
6 duplex	*aabb aacc aadd* *bbcc bbdd ccdd*	$2x_N^2 + y_N^2$
12 trigéniques	*aabc abbc abcc abdd* *aabd abdd bccd acdd* *aacd cbbd accd bcdd*	$2x_N\, y_N + 2y_N^2$
1 tétragénique	*abcd*	$6y_N^2$

IV. — Évolution des génotypes

Nous n'avons envisagé jusqu'ici qu'une répartition des gamètes. En réalité il importe avant tout de s'assurer du parallélisme entre les proportions de gamètes homozygotes et le niveau d'homozygotie dans la population des génotypes qui leur correspond.

Si nous considérons ici 4 allèles différents *abcd* nous pouvons exprimer en fonction de P (proportion de gamètes homozygotes) les fréquences des différents génotypes.

Appelons ces fréquences :

y_1 pour les quadruplex et nulliplex ;

y_2 pour les simplex et triplex ;

y_3 pour les duplex ;

y_4 pour les trigéniques ;

y_5 pour les tétragéniques.

A partir du tableau donnant les différents génotypes et leur fréquence, nous tirons les expressions :

$$y_1 = \frac{P^2}{4}$$

$$y_2 = P - P^2$$

$$y_3 = \frac{11P^2 - 4P + 2}{12}$$

$$y_4 = \frac{-P_2 - P + 2}{3}$$

$$y_5 = \frac{P^2 - 2P + 1}{6}.$$

Nous étudierons ces cinq fonctions en faisant varier P de 0 à 1, ou (1-P) proportion des gamètes hétérozygotes de 1 à 0.

Nous rassemblerons ensuite globalement les 4 génotypes hétérozygotes sous la fonction :

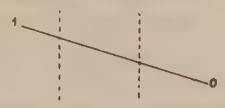
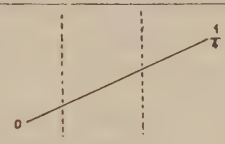
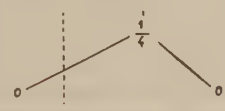
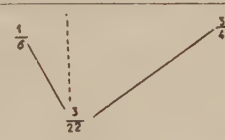
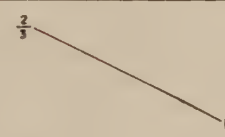
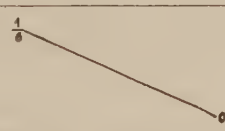
$$Y = y_2 + y_3 + y_4 + y_5.$$

La fonction Y, somme des génotypes hétérozygotes est constamment décroissante quand la variable (1-P) représentant les gamètes hétérozygotes décroît constamment. Ce parallélisme d'évolution des gamètes diploïdes et des génotypes tétraploïdes est extrêmement précieux car il permet la simplification de tous les problèmes d'évolution en panmixie.

Nous pouvons en particulier étendre au sens d'évolution des génotypes, les résultats apportés par l'expression (3) et schématisés dans le graphique (8).

1°) Si un ensemble d'individus qui vont entrer dans un système de reproduction panmictique possède, pour un gène donné, une structure suffisamment homozygote, au cours des générations successives de multiplication, la proportion des gamètes hétérozygotes va aller croissant vers une certaine limite atteinte asymptotiquement. Et par suite la composition zygotique de la population va suivre une évolution semblable se traduisant par une augmentation des génotypes hétérozygotes.

2°) Si au contraire les individus sont, à l'origine, très hétérozygotes pour le gène envisagé, la proportion des gamètes hétérozygotes, et parallèlement des génotypes, diminuera en tendant asymptotiquement vers un équilibre stable.

Fonction	Dérivée	Courbe de variation
P = proportion de gamètes hétérozygotes		
1 — P = proportion de gamètes hétérozygotes		
Quadruplex et nulliplex $y_1 = \frac{P^2}{4}$	$y'_1 = \frac{P}{2}$	
Simplex et triplex $y_2 = P - P^2$	$y'_2 = 1 - 2P$	
Duplex $y_3 = \frac{11P^2 - 4P + 2}{12}$	$y'_3 = \frac{11}{6} P - \frac{11}{3}$	
Trigéniques $y_4 = \frac{P^2 - P + 2}{3}$	$y'_4 = -\frac{2}{3} P - \frac{1}{3}$	
Tétragéniques $y_5 = \frac{P^2 - 2P + 1}{6}$	$y'_5 = \frac{2}{6} (P - 1)$	
Somme des hétérozygotes $y = 1 - \frac{P^2}{4}$	$Y' = -\frac{1}{2} - P$	

3°) L'utilisation de l'autofécondation avant la création d'hybrides, et leur multiplication sexuée a pour effet d'accroître la proportion de gamètes issus de types nulliplex et quadruplex, simplex et triplex, aux dépens de ceux issus de types duplex, trigéniques et tétragéniques.

La multiplication d'un hybride réalisé entre deux lignées fortement homozygotes entraînera généralement une augmentation de génotypes hétérozygotes.

Si on ne s'intéresse qu'à un seul locus, l'état d'équilibre final auquel on aboutit est cependant le même qu'on soit parti soit d'un ensemble initial d'individus où le degré d'homozygotie était faible, c'est-à-dire que P était inférieur à $1/f$ (f étant le nombre d'allèles), soit d'un ensemble fortement homozygote ($P > 1/f$). En pratique on se retrouve extrêmement près de l'asymptote après trois ou quatre générations de reproduction.

4°) Par contre, le nombre d'allèles f retenus dans la population d'origine intervient de façon très importante dans la détermination du niveau d'équilibre.

La proportion finale de gamètes homozygotes, pour un gène donné, est d'autant plus faible que le nombre d'allèles est plus élevé.

L'homogénéité d'une population en équilibre est donc avant tout fonction de la grandeur de l'échantillon d'origine et de l'hétérogénéité de sa structure génétique.

Dans la pratique, la population sur laquelle s'effectue le travail de sélection et d'observation étant obligatoirement d'effectif limité, chaque allèle est soumis à une dérive fortuite. Cette variation aboutit donc fatalement à l'élimination d'un certain nombre d'allèles.

CHAPITRE V

ÉTUDE DE LA STRUCTURE D'ENSEMBLE DU GÉNOME

I. — Introduction

Chaque fois que l'on s'intéresse à des études de génétique quantitative, pour lesquelles on peut penser que les unités géniques impliquées sont réparties sur tout l'ensemble du génome, la complexité de l'analyse constitue un facteur limitant.

On peut donc tenter, au lieu d'essayer d'extrapoler à n gènes les résultats valables à un locus, de considérer l'ensemble de la mécanique chromosomique en étudiant le devenir des fragments chromosomiques coupés et recombinés après les chiasmas et le crossing-over.

Fisher en 1949 avait indiqué les possibilités d'analyse par cette méthode, J. H. Bennett a repris ces idées et en a donné l'analyse dans différents types de croisement. C'est à partir de leur travail que nous développerons les premiers paragraphes qui suivent.

Pour garder leur terminologie nous considérerons que le génome d'un individu se compose de parties chromosomiques hétérogènes qui ont eu pour origine différents chromosomes initiaux et de parties homogènes issues, elles, du même chromosome initial.

Nous appellerons jonction, le point d'un chromosome où s'est produit une rupture suivie de recombinaison.

II. — Distances chromosomiques et jonctions

On peut concevoir l'évolution des structures génétiques se faisant, fragment par fragment, par le jeu des crossing-over. Des loci très voisins ont alors une très faible probabilité d'être séparés par des jonctions.

Il est donc logique de reprendre cette fréquence des ruptures, déjà utilisée pour définir les longueurs chromosomiques, pour aborder la génétique quantitative sous l'angle d'une analyse d'ensemble du génome.

Puisque la formation d'une jonction sera déterminée par un crossing-over se produisant dans une zone hétérogène du génome parental, la production de jonction devient uniforme dans une métrique utilisant le Morgan comme unité.

III. — Application au cas d'un organisme diploïde

Envisageons tout d'abord les grandes lignes de la méthode dans le cas de l'autofécondation d'un organisme diploïde : considérons un organisme initial entièrement hétérogène et donnons-nous pour but le calcul de la longueur moyenne du segment conservé hétérogène de part et d'autre d'un point G :

Notre analyse nécessitera les calculs successifs suivants :

1) Détermination du taux de production de jonctions entre segments chromosomiques hétérogènes, à la gamétogenèse de chaque génération.

Au moment de la formation des gamètes de la $r^{\text{ième}}$ génération chez une espèce de longueur chromosomique L, la formation des jonctions sera déterminée par les chiasmas produits dans la zone hétérogène.

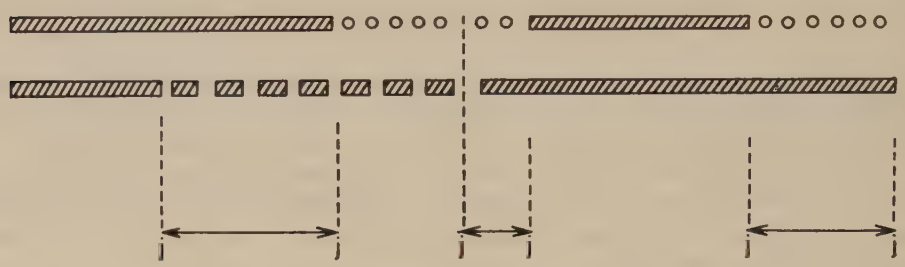


FIG. 9. — *Schéma de la structure d'un organisme diploïde dans une zone qui a accumulé 5 jonctions à la* $n^{\text{ième}}$ *génération*

Si on est parti d'un organisme entièrement hétérogène, il se forme donc, d'après la définition même du Morgan (en supposant qu'il n'y a pas interférence) :

$$2L\left(\frac{1}{2}\right)^r.$$

2) Une jonction formée entre des fragments chromosomiques différents sera alors transmise comme une mutation ponctuelle, c'est-à-dire que, par le hasard des ségrégations, elle peut très bien disparaître ou au contraire s'installer dans l'ensemble du génome et être fixée.

Nous calculerons donc la probabilité pour qu'une jonction formée à une génération r puisse se maintenir jusqu'à une génération n. Cette probabilité est :

$$\left(\frac{1}{2}\right)^{n-(r+1)}.$$

3) Le nombre de jonctions accumulées à la $n^{\text{ième}}$ génération sera donc donné par

$$\sum_{r=0}^{r=n-1} 2L\left(\frac{1}{2}\right)^r \cdot \left(\frac{1}{2}\right)^{n-r-1} = 2Ln\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}$$

Nous avons donc à ce moment un organisme dont la structure est du type donné par la figure 9.

4) Si pour exposer plus simplement la méthode, nous ne tenons pas compte des extrémités des paires chromosomiques et de leur structure, nous avons donc par unité de longueur hétérogène :

$$\frac{2nL\left(\frac{1}{2}\right)^{n-1}}{2L\left(\frac{1}{2}\right)^{n}} = 2n \text{ fragments.}$$

La longueur moyenne d'un fragment hétérogène sera donc approximativement :

$$\frac{1}{2n} \times 100 \text{ centimorgans.}$$

On peut donc, d'une manière sans doute très simplifiée, se faire l'idée suivante de l'évolution d'une paire chromosomique au cours des générations successives d'autofécondation (fig. 10).

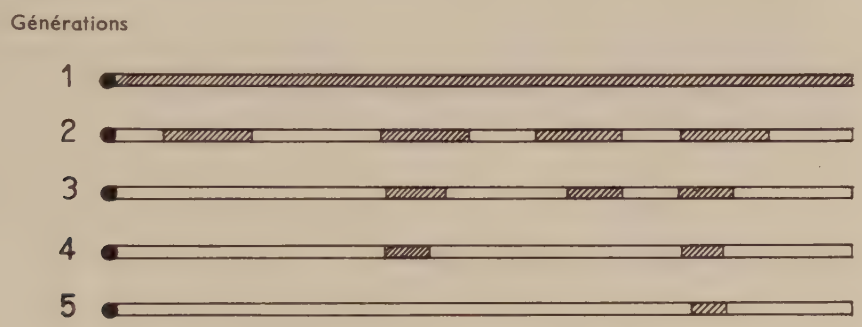


Fig. 10. — *Structure d'un chromosome de 200 centimorgans au cours des générations d'autofécondation*

Cas d'une paire chromosomique de 200 cM chez un individu diploïde reproduit en autofécondation.

Nombre de générations d'autofécondation	Longueur hétérogène en cM	Nombre de fragments par morgan hétérogène	Nombre de fragments réels	Longueur des fragments cM
1	200	2	4	50
2	100	4	4	25
3	50	6	3	16,66
4	25	8	2	12,5
5	12,5	10	1,25	10

IV. — Application aux organismes tétraploïdes

Caractéristiques matricielles dans le cas général

La forme d'état hétérozygote la plus complexe qui puisse se présenter chez un individu tétraploïde est la forme tétraallélique *abcd* où les quatre allèles en présence

Produits gamétiques ↓ / Génotypes →	*aaaa*	*aaab*	*aabb*	*aabc*	*abcd*
aa	1	$\frac{1}{8}(4+\alpha)$	$\frac{1}{6}(1+\alpha)$	$\frac{1}{6}(1+\alpha)$	$\frac{\alpha}{8}$
ab		$\frac{1}{8}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{6}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{12}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
ac				$\frac{1}{12}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
ad					$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
bb		$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{1}{6}(1+\alpha)$	$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{\alpha}{2}$
bc				$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$	$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
bd					$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
cc				$\frac{\alpha}{8}$	$\frac{\alpha}{8}$
cd					$\frac{1}{24}(4-2\alpha)$
dd					$\frac{\alpha}{8}$

$$\left\|\begin{matrix} aaab_{n+1} \\ aabb_{n+1} \\ aabc_{n+1} \\ abcd_{n+1} \end{matrix}\right\| = \left|\begin{matrix} \frac{16-4\alpha^2}{32} & \frac{16+8\alpha-8\alpha^2}{36} & \frac{16+26\alpha-17\alpha^2}{72} & \frac{6-3\alpha^2}{12} \\ \frac{8-4\alpha+3\alpha^2}{32} & \frac{18-12\alpha+6\alpha^2}{36} & \frac{24-16\alpha+17\alpha^2}{96} & \frac{8-8\alpha+11\alpha^2}{48} \\ & & \frac{1}{2}-\frac{\alpha}{4} & \frac{8-2\alpha-\alpha^2}{12} \\ & & & \frac{4-4\alpha+\alpha^2}{24} \end{matrix}\right| \left\|\begin{matrix} aaab_n \\ aabb_n \\ aabc_n \\ abcd_n \end{matrix}\right\|$$

sont tous différents. On peut rencontrer des trigéniques *aabc*, des duplex *aabb*, des simplex ou triplex *aaab* et des nulliplex ou quadruplex *aaaa*.

Ces différents génotypes donnent les produits gamétiques suivants : (voir p. 54).

En autofécondation, la matrice de génération G qui en résulte s'écrit : (voir p. 54).

Les valeurs propres et les composants principaux de la fréquence correspondants sont alors :

$$\frac{1}{24}(2-\alpha)^2 \qquad C_1 = abcd$$

$$\frac{1}{2}\left(1-\frac{\alpha}{2}\right) \qquad C_2 = aabc + 2abcd$$

$$\frac{1}{6}(5-\alpha) \qquad C_3 = abcd + 5aabc + aabb + aaab$$

$$\frac{1}{24}(2-\alpha)^2 \qquad C_4 = (24 - 12\alpha + 9\alpha^2)aaab + (-32 - 16\alpha + 16\alpha^2)aabb + (8 - 20\alpha + 17\alpha^2)aabc.$$

A partir des équations précédentes, les différentes fréquences génotypiques peuvent s'écrire en fonction de ces composants principaux de la fréquence :

$$abcd = C_1$$

$$aabc = C_2 - 2C_1$$

$$aaab = \frac{1}{3(16-\alpha^2)}\,[C_1(48 - 24\alpha + 18\alpha^2) + C_2(-48 + 3\alpha^2) + C_3(8 + 4\alpha - 4\alpha^2) + C_4]$$

$$aabb = \frac{1}{4(16-\alpha^2)}\,[C_1(16 + 24\alpha - 22\alpha^2) - C_2(32 - 2\alpha^2) + C_3(8 - 4\alpha + 3\alpha^2) - C_4]. \quad (5)$$

Nous adopterons la terminologie suivante :

$\underset{o}{abcd}$ et $\underset{n}{abcd}$ signifiant la fréquence d'individus tétraalléliques à la génération initiale *o* et à la génération *n* respectivement.

2°) Les jonctions a une génération *n*

Considérons une génération initiale *o*, nous partons d'un individu pris dans une population naturelle se reproduisant en allogamie. Nous supposerons en première approximation que cet individu présente une hétérogénéité maximum, c'est-à-dire que les constitutions des quatre chromosomes homologues ne comportent que des formes alléliques différentes.

Nous suivrons le même processus que dans le cas des diploïdes.

1) Détermination du taux de production de jonctions entre segments chromosomiques hétérogènes à la méiose de chaque génération.

Nous devons essayer de déterminer la longueur chromosomique hétérogène.

A une génération *r* pour un locus occupé par quatre formes alléliques *abcd*, les types hétérozygotes ont les fréquences suivantes :

$$\underset{r}{aaab} \qquad \underset{r}{aabb} \qquad \underset{r}{aabc} \qquad \underset{r}{abcd}$$

Dans l'autofécondation de ces divers génotypes les proportions de paires hétérogènes fournies sont :

6/6 pour *abcd* ;
5/6 pour *aabc* ;
4/6 pour *aabb* ;
3/6 pour *aaab*.

Dans une région donnée dx des quatre nouveaux chromosomes constituant l'individu de $(r + 1)$ ième génération, la probabilité de formation des jonctions doit donc être multipliée par les proportions respectives de paires gamétiques hétérogènes (fig. 11).

On a donc :

$$4\left(\frac{6}{6}\,\underset{r}{abcd} + \frac{5}{6}\,\underset{r}{aabc} + \frac{4}{6}\,\underset{r}{aabb} + \frac{3}{6}\,\underset{r}{aaab}\right)dx.$$

La longueur chromosomique n'ayant encore subi aucune jonction jusqu'à cette génération, ou autrement dit, le taux de nouvelles jonctions effectivement formées, est alors le coefficient par lequel est multiplié $(\underset{o}{abcd})$ dans cette expression.

Ceci nous donne $\frac{4}{6}\underset{n}{C_3}$

où C_3 est un des composants principaux de la fréquence correspondant à la racine $\frac{1}{6}(5 - \alpha)$.

Le terme principal dans cette expression est :

$$4\left[\frac{1}{6}(5 - \alpha)\right]^r dx \tag{8}$$

2) Probabilité pour une jonction formée à une génération 1 de subsister jusqu'à une génération n

Une jonction produite à la $r^{\text{ième}}$ génération peut être considérée comme une mutation ponctuelle apparue sur un type homozygote *aaaa*.

Au cours des générations qui séparent r de n cette jonction peut, soit disparaître par ségrégation, soit se maintenir dans des individus de structure allélique simplex ou duplex.

La probabilité pour cette jonction *aaab* de se maintenir jusqu'à la $n^{\text{ième}}$ génération est le coefficient de

$$\underset{r}{aaab} \quad \text{dans} \quad \underset{n}{aaab} + \underset{n}{aabb}$$

ou encore de

$$\underset{0}{aaab} \quad \text{dans} \quad \underset{n-r}{aaab} + \underset{n-r}{aaab}$$

La valeur de ce coefficient est facile à calculer :

$$\frac{1}{12(16 - \alpha)^2}\left\{\left(\frac{5 - \alpha}{6}\right)^{n-r} \cdot 3(56 - 4\alpha - 7\alpha^2) + \left[\frac{1}{24}(2 - \alpha)^2\right]^{n-r}(24 - 12\alpha + 9\alpha^2)\right\}. \tag{9}$$

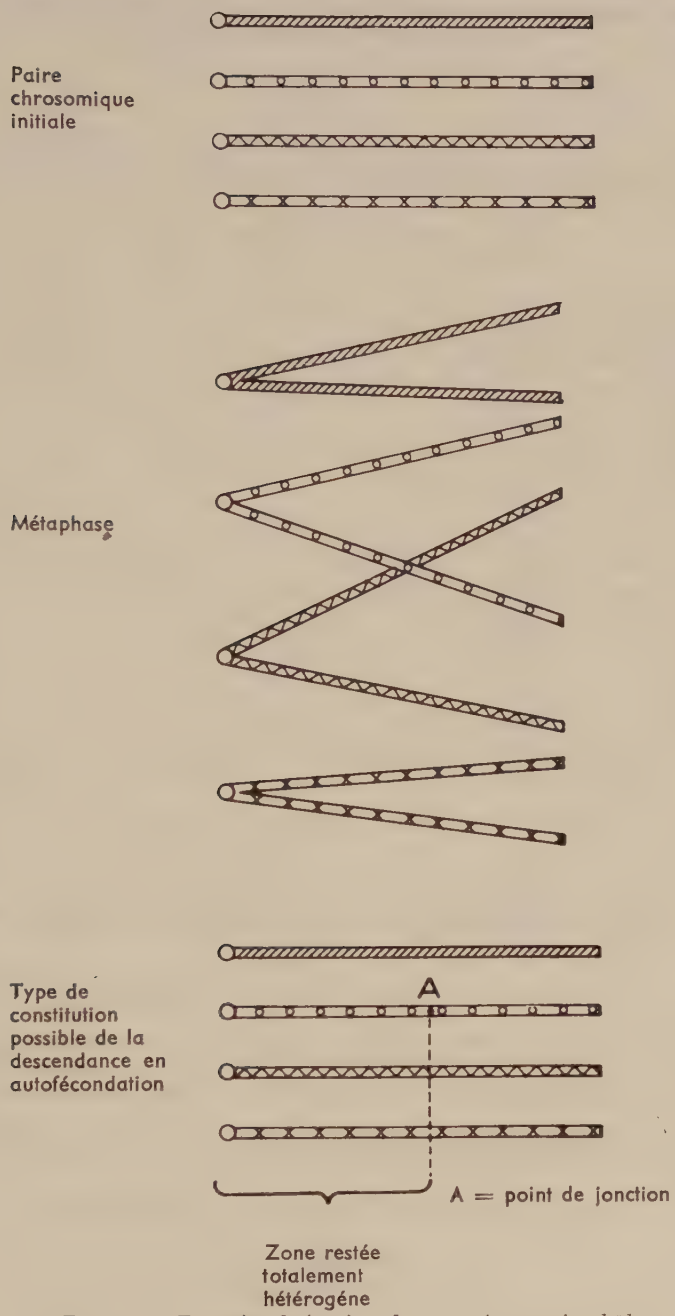


FIG. 11. — *Formation de jonctions dans un génotype tétraploïde*

3) Le nombre de jonctions accumulées à la $n^{\text{ième}}$ génération sera donc donné par la somme des produits (8) × (9)

$$\sum_{r=0}^{r=n} 4\,\frac{(5-\alpha)^r}{6}\cdot\frac{1}{12(16-\alpha^2)}\left\{\left(\frac{5-\alpha}{6}\right)^{n-r}\cdot 3(56-4\alpha-7\alpha^2)\right.$$
$$\left.+\left[\frac{1}{24}(2-\alpha)^2\right]^{n-r}(24-12\alpha+9\alpha^2)\right\}dx. \qquad (10)$$

ce qui donne :

$$\frac{n}{16-\alpha^2}(56+4\alpha-7\alpha^2)\left(\frac{5-\alpha}{6}\right)^n dx. \qquad (11)$$

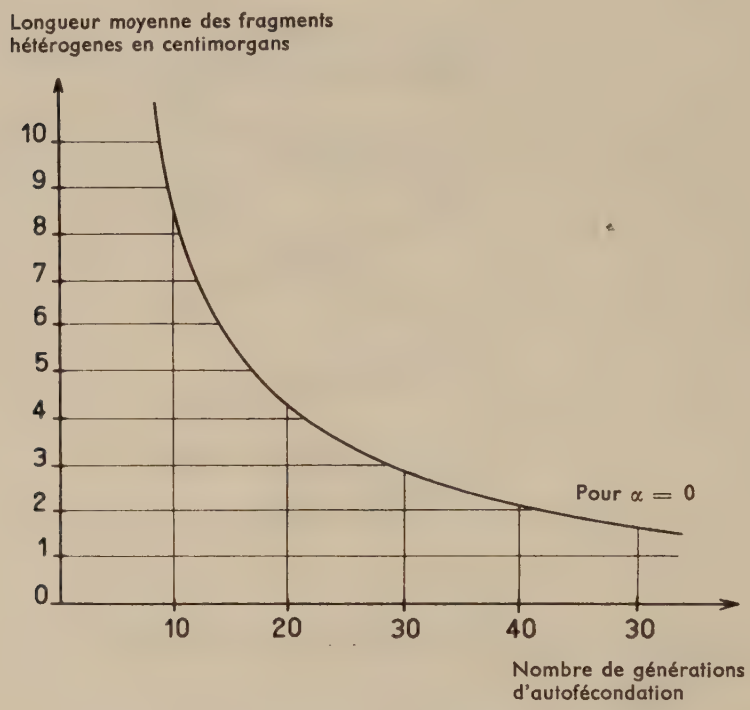


FIG. 12. — *Évolution des longueurs hétérogènes chez un individu se reproduisant en autofécondation*

4) On peut ramener ceci à la longueur chromatique encore hétérogène après n générations d'autofécondation.

Cette longueur nous est donnée par le coefficient de $(\underset{o}{abcd})$ dans :

$$(\underset{n}{abcd}+\underset{n}{aabc}+\underset{n}{aabb}+\underset{n}{aaab})\,dx. \qquad (12)$$

Ce coefficient réduit à son terme principal s'écrit :

$$\frac{1}{2(16-\alpha^2)}\cdot\left(\frac{5-\alpha}{6}\right)^n\cdot(56+4\alpha-7\alpha^2)\,dx. \qquad (13)$$

Chaque secteur hétérogène se trouve limité par deux jonctions, le nombre moyen de fragments par unité de longueur de la partie hétérozygote est donc lorsque n est grand, égal au demi-quotient de (11) par (13), c'est-à-dire :

$$\frac{6n}{5 - 2\alpha}.$$

La longueur moyenne des fragments, exprimée en centimorgans est donc :

$$100 \cdot \frac{5 - 2\alpha}{6n} \text{cM}.$$

	Nombre de générations d'autofécondation	Nombre de fragments par unité de longueur de la partie hétérogène (par morgan)	Longueur des fragments hétérogènes (centimorgans)	Proportion de la partie hétérogène
$\alpha = 0$	5	6	16,66	0,55
	10	12	8,33	0,28
	15	18	5,55	0,11
	20	24	4,16	0,04
$\alpha = 2/7$	5	6,5	16,33	0,52
	10	13	7,85	0,16
	15	19,5	5,23	0,05
	20	26	3,92	0,01

N.-B. : Les valeurs correspondant à 5 années d'autofécondation sont assez imprécises, puisque les formules ont été calculées lorsque n est grand.

Aspect schématique de l'homogénéisation à partir d'une paire chromosomique totalement hétérogène

Schéma d'un chromosome télocentrique de 250 cM de long (fig. 13).

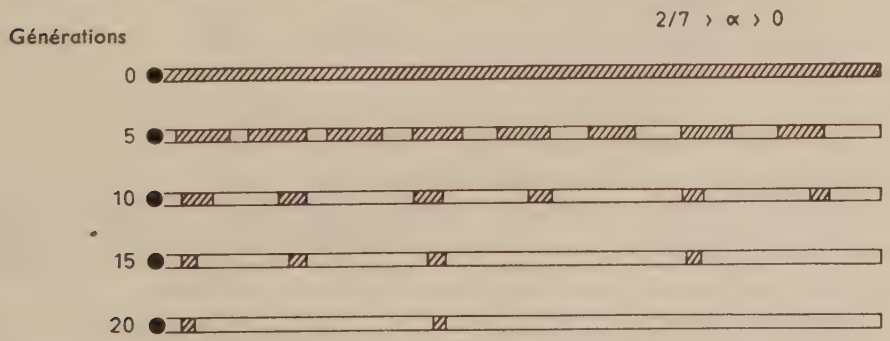


FIG. 13. — *Structure d'un chromosome de 250 centimorgans d'une espèce tétraploïde qui se produit en autofécondation*

Après 5 générations d'autofécondation :

	$\alpha = 0$	$\alpha = 2/7$
Proportion hétérogène	0,55	0,52
Longueur hétérogène	135cM	130cM
Nombre moyen de fragments.....	8	9
Longueur des fragments	16,6cM	16,3cM

Après 10 générations :

	$\alpha = 0$	$\alpha = 2/7$
Proportion hétérogène	0,28	0,16
Longueur hétérogène	70cM	40cM
Nombre moyen de fragments	8	5
Longueur des fragments.....	8,3cM	7,8cM

Après 15 générations :

	$\alpha = 0$	$\alpha = 2/7$
Proportion hétérogène	0,11	0,05
Longueur hétérogène	28cM	12,5cM
Nombre moyen de fragments.....	5	2
Longueur des fragments	5,5cM	5,2cM

Après 20 générations :

	$\alpha = 0$	$\alpha = 2/7$
Proportion hétérogène	0,05	0,01
Longueur hétérogène	10cM	2,5cM
Nombre moyen de fragments.....	2,4	0,8
Longueur des fragments	4,2cM	3,9cM

3) La structure chez les hybrides

L'étude de la vigueur des hybrides est étroitement liée comme nous le verrons à leur hétérozygotie, on conçoit donc tout l'intérêt de l'analyse des constitutions des lignées parentales qui vont être croisées pour donner un hybride.

Dans l'hypothèse du croisement entre deux parents d'origine génétique essentiellement différente, les parties homogènes homologues chez les deux parents donneront une structure duplex, les parties homogènes chez l'un et hétérogènes chez l'autre

donneront des structure trigéniques. Les parties hétérogènes homologues pourront aboutir à des fragments tétragéniques.

L'étude des jonctions permettant l'analyse de structure chez les parents permet de se faire une idée de la constitution de l'hybride, mais dans le remaniement qui suit l'hybridation deux éléments nouveaux interviennent :

1) Les probabilités d'homologie entre zones homogènes ou zones hétérogènes chez les parents, déterminent le nombre des fragments et la répartition des différentes structures de l'hybride.

Si pour une zone chromosomique donnée n et n' sont les nombres de fragments des parents et si p et p' sont leurs proportions de chromatine hétérogène, l'hybride simple réalisé par croisement entre ces parents, aura d'après ce que nous avons vu précédemment un nombre de zones tétragéniques (c'est-à-dire entièrement hétérogènes) défini par :

$$\frac{n + n'}{2}(p + p').$$

2) La proportion de chromatine hétérogène aura comme valeur minimum chez cet individu hybride le produit des proportions de ses deux parents c'est-à-dire : pp'.

Ces éléments nous permettent donc de schématiser la structure des différents hybrides possibles et d'étudier leur vigueur (cf. chapitres VI et VII).

Si pour illustrer ceci, nous nous intéressons à la distributions des zones tétragéniques chez l'hybride entre une I_{10} et une I_{15} (lignées ayant subi respectivement 10 et 15 générations d'autofécondation) dans une paire chromosomique de 250 cM de long, la situation est approximativement la suivante :

	I_{10}	I_{15}
Proportion hétérogène	0,28	0,11
Longueur hétérogène	70cM	28cM
Nombre moyen de fragments.....	8	5
Longueur moyenne des fragments	8,3cM	5,5cM

On retrouvera alors chez l'hybride un nombre moyen de fragments tétragéniques

$$\frac{8 + 5}{2} \times 0{,}39 = 2{,}5$$

et une proportion de loci tétragéniques de : 3,1 p. 100.

Les fragments auront donc approximativement 3,1 cM de long.

Remarque : Il est bien évident que ces résultats n'ont qu'une valeur statistique et approximative. Ils suffisent cependant à concrétiser un peu les remaniements génétiques produits par l'hybridation.

CHAPITRE VI

LA VIGUEUR DES HYBRIDES

I. — Considérations générales sur la structure hétérozygote d'une population

L'étude des jonctions nous amène à considérer la structure de l'ensemble d'un génome. Si l'on faisait abstraction des liaisons mécaniques ou fonctionnelles, qui relient les uns aux autres les différents loci d'un chromosome, la garniture chromosomique d'un individu tétraploïde pris dans son ensemble pourrait être schématisée (fig. 14) en ne tenant compte que des proportions relatives des structures tétragéniques trigéniques, duplex, simplex (ou triplex), quadruplex (ou nulliplex).

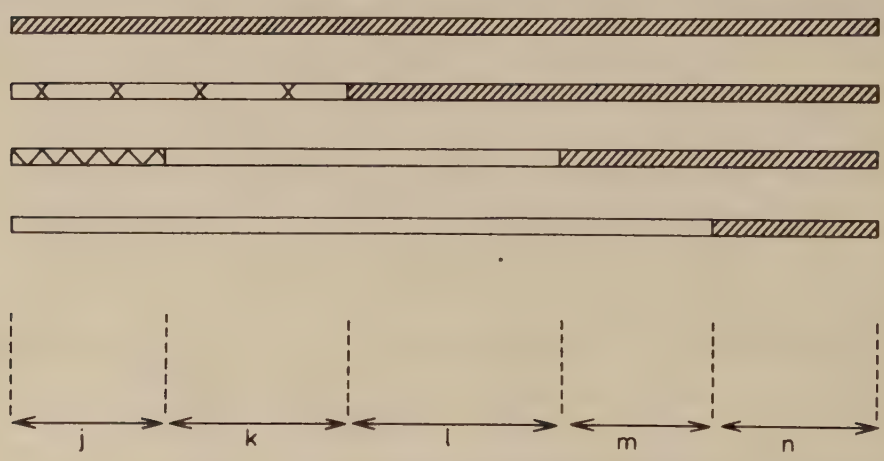


FIG. 14. — *Structure schématique d'un génotype tétraploïde*

Chaque ensemble de même structure évoluerait alors statistiquement de manière analogue au cours des générations successives, dans un système donné de reproduction. On peut même envisager un regroupement de l'ensemble des génomes de plusieurs individus. Les valeurs d'un certain nombre de paramètres j, k, l, m, n, représentant respectivement les proportions de loci tétragéniques, trigéniques, duplex, simplex, nulliplex sont alors des caractéristiques de la population considérée. Cette conception est évidemment assez abstraite mais semble constituer une approxima-

tion valable, dans une étude où la variable intéressante est le niveau d'hétérozygotie ou d'homozygotie d'une population dans son ensemble.

Si nous appelons p la proportion d'homogyzotie et q la proportion d'hétérozygotie dans les gamètes d'une population, les expressions suivantes nous donnent les relations gamètes-zygotes.

$$p = n + \frac{1}{2}m + \frac{1}{3}l + \frac{1}{6}k$$

$$q = \frac{1}{2}m + \frac{2}{3}l + \frac{5}{6}k + j$$

$$p + q = 1.$$

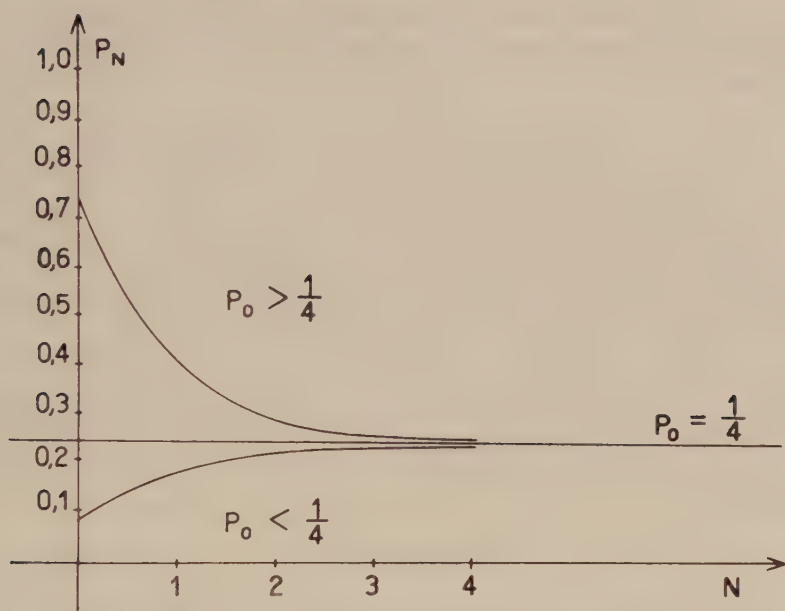


FIG. 15. — *Sens d'évolution des structures gamétiques au cours de reproductions panmictiques*

Si on suppose que pour un caractère à hérédité quantitative, il existe cinq niveaux alléliques différents déterminés par des gènes mineurs à effet cumulatif, on se trouve placé dans un cas analogue à celui d'un gène majeur où quatre allèles sont présents.

D'après nos résultats précédents, dans un cycle de reproduction panmictique, la population gamétique subira une évolution vers un niveau plus hétérozygote si :

$$n + \frac{1}{2}m + \frac{1}{3}l + \frac{k}{6} > \frac{1}{f}$$

où f = nombre d'allèles différents.

Les valeurs de $j\ k\ l\ m\ n$ sont conditionnées par l'intensité plus ou moins grande de consanguinité subie par les divers constituants de la population d'origine.

Envisageons le cas d'une plante récoltée dans la nature, entièrement hétérozygote pour f loci indépendants.

Le processus normal d'amélioration d'une telle plante consiste à la soumettre à un certain nombre de générations de croisements consanguins (autofécondations si possibles) pour en obtenir une descendance plus homogène et analyser son contenu génique. On fait subir ensuite à cette descendance une fécondation croisée.

L'évolution de la structure d'une telle descendance dépend évidemment de l'intensité de consanguinité qu'on lui a imposée au départ.

La population des gamètes suit une évolution représentée par la courbe (fig. 15) et nous avons vu que les génotypes suivront des variations analogues.

Plus la consanguinité est poursuivie longtemps, et plus la population manifeste une évolution marquée pendant les premières générations de panmixie.

Cette manifestation, à priori, un peu spéciale, de l'hétérosis chez des individus polyploïdes, ne peut être expliquée qu'en fonction des différentes hypothèses sur la vigueur hybride.

II. — Fondements génétiques de la vigueur hybride

Shull signalant les effets de la vigueur hybride a proposé pour la première fois en juillet 1914, dans une conférence à Göttingen, le terme hétérosis. Il ajoutait : « Je pense que l'hétérosis n'est pas un phénomène simple mais une série complexe de phénomènes pour lesquels aucune cause simple ni aucun mécanisme simple ne peut être présenté comme explication générale. »

Qu'il existe une réelle relation entre l'état hybride et la vigueur, cela ne fait actuellement plus aucun doute. Mais comme l'avait pressenti Shull, les explications de ce phénomène ont été divergentes. Deux grandes séries d'hypothèses sont en opposition : celles qui font intervenir la dominance et celles qui font intervenir la superdominance.

1°) La dominance

Il est logique de penser que la supériorité des individus hybrides peut provenir d'une action complémentaire entre des gènes dominants fournis par l'un ou l'autre des deux géniteurs.

L'activité primaire de chaque gène aboutissant à la réalisation d'un enzyme, on conçoit que la réunion dans un génotype hybride, de dominants différents apportés par deux parents, entraîne par des relations entre chaînes de réactions métaboliques un accroissement des potentialités au niveau même du phénotype. Les exemples illustrant ce schéma sont nombreux. L'un des plus simple est celui qui est founi par Keeble et Pellew chez le Pois.

Lorsqu'on croise un pois à tige épaisse et entre-nœuds courts par un poisà tige mince et entre-nœuds longs on obtient une F1 vigoureuse et en F2 une disjonction où réapparaissent des types vigoureux à tiges fortes et à entre-nœuds longs. Il s'agit ici simplement de la coopération de deux gènes T *t* et L *l*. Le croisement s'écrit :

$$T\,T\,l\,l \times t\,t\,L\,L$$

On peut évidemment dans un cas aussi simple trouver en F2 des plantes homozygotes pour les deux caractères dominants sans qu'il soit nécessaire de maintenir

l'état hybride. Mais en fait, la plupart des caractères complexes qui interviennent dans l'expression de la vigueur sont le résultat des actions et des interactions d'un grand nombre de gènes et il est statistiquement très peu probable d'obtenir, même après une longue période de consanguinité étroite, l'état homozygote favorable pour l'ensemble de ces gènes.

Dans cette hypothèse de la dominance, les combinaisons hétérozygotes chez l'hybride pourraient donc apporter un surcroît de vigueur, par réalisation de structures complémentaires pour des gènes dominants affectant favorablement la croissance. Ceci impliquerait que la plupart des caractères favorables sont dominants sur les défavorables. Cette hypothèse est assez logique puisque la sélection naturelle doit généralement tendre à faire disparaître les mutations dominantes défavorables. On sait, d'ailleurs, que dans les populations naturelles sont contenues un grand nombre de récessifs létaux. Dans des populations de Drosophiles collectées dans la nature, tous les individus contiennent au moins un gène létal, et aucune famille ne peut survivre en consanguinité étroite. Il suffit, par exemple, de se reporter aux travaux de Dobshansky sur *Drosophila pseudoobscura*.

Évidemment cette conception un peu schématique de la vigueur hybride impliquerait en toute rigueur qu'il y a additivité simple entre gènes, sans relations d'épistasie, que les gènes sont indépendants, de telle manière qu'un récessif défaforable ne soit pas entraîné par linkage étroit avec un dominant avantageux.

Dans la réalité, on sait que les choses se révèlent infiniment plus complexes. Il est nécessaire ici de bien préciser les domaines pour lesquels cette hypothèse de la dominance doit, à priori, convenir.

Nous devons pour ceci, rappeler que les gènes dominants ne sont naturellement favorisés que s'ils constituent un avantage sélectif. Cette valeur sélective dans la nature, n'est pas systématiquement assimilable à la vigueur, au sens humain du terme. Prenons le cas des graminées : il est très probable que le rendement en graines constitue un avantage sélectif dans la nature, et peut-être dans le cas de sélection artificielle par l'homme la mesure de vigueur utilisée. Il est beaucoup moins sûr que la vigueur, exprimée en rendement fourrager soit dans les conditions naturelles de surpâturage un facteur avantageux ; seuls seront favorisées les plantes pauvres en feuilles, à port étalé, à développement lent qui accompliront leur cycle de reproduction quand les troupeaux auront migré plus loin.

2°) La superdominance

Cette théorie a pour principe la supériorité de la structure hétérozygote en elle-même. Au niveau génique l'hétérozygote serait supérieur à l'un et l'autre des deux génotypes homozygotes. Shull et East (1936) ont été les premiers à exprimer cette hypothèse. Ils imaginèrent une série d'allèles, les fonctions de chacun d'entre eux se cumulant. L'effet cumulatif était d'autant plus intense que les fonctions des allèles étaient plus distinctes. Il est remarquable de constater qu'en 1936 tout ceci était purement hypothétique.

Dans ce domaine il est toujours très difficile d'interpréter les résultats expérimentaux et de tirer des conclusions décisives. Une supériorité du génotype hétérozygote pourrait être expliquée de diverses manières :

— dans certains cas l'état hétérozygote peut sembler avantageux à un niveau phénotypique donné, alors qu'une analyse plus intime de l'effet génique amène à la conclusion, aux niveaux géniques, de simples phénomènes de dominance. C'est ainsi qu'une mesure de surface foliaire pourrait illustrer un effet de superdominance si l'on ne prenait la précaution de vérifier que les deux dimensions linéaires qui caractérisent cette surface obéissent à un mécanisme de dominance classique. La superdominance n'existait donc ici qu'à un certain niveau phénotypique.

— au niveau de l'action primaire du gène il pourrait cependant exister une véritable superdominance : certaines enzymes ayant un optimum d'action pour un seuil de concentration bien déterminé au-delà duquel leur efficacité diminue, on peut penser que la dose de substrat intermédiaire produite par l'hétérozygote correspond dans certains cas, à cette meilleure concentration de l'enzyme.

— on peut aussi envisager que les deux allèles dans l'état hétérozygote produisent deux enzymes très voisines à même groupement prosthétique mais dont les protéines diffèrent par un ou plusieurs acides aminés. Il faut alors supposer que ces deux enzymes venant, soit de vrais allèles, soit d'hétéroallèles, interviennent de manière un peu différente sur la chaîne de réaction aboutissant à l'effet phénotypique et confèrent à l'hétérozygote certains avantages. Comme l'a noté J. B. S. Haldane, deux enzymes légèrement distinctes permettairent de mieux utiliser un substrat mixte.

« On peut imaginer des raisons possibles à la supériorité des hétérozygotes : une enzyme biochimiquement homogène peut présenter un optimum très strict pour les conditions de pH, d'équilibre ionique, etc. Une paire de deux enzymes analogues pourra fonctionner dans une zone moins étroite. Il se trouve que, d'après les travaux de Gillespie, Jermyn et Woods (1952) un certain nombre d'enzymes sont des mélanges de plusieurs constituants que l'on peut séparer en utilisant un champ électrique. La possession d'une semblable enzyme complexe serait, en fait, avantageuse pour un organisme appelé à subir des conditions extérieures variées ou possédant des tissus différenciés dans des directions chimiques diverses » (J. B. S. Haldane 1952).

Il se pourrait d'ailleurs qu'entre ces enzymes et des produits géniques primaires (vitamines) se réalisent des synergies pour des effets favorables ou des antagonismes entre réactions nocives, cet ensemble d'interactions entraînant pour le génotype hétérozygote un meilleur métabolisme. Le grand nombre de possibilités qu'offrent les sites d'un cistron, à la fois par les légères différences qualitatives ou quantitatives qui les caractérisent, suscite de nombreuses explications biochimiques de la superdominance. Il n'est pas invraisemblable, comme nous le verrons plus loin, que les autopolyploïdes constituent un bon matériel d'étude du phénomène qui très probablement ne relève que d'actions géniques tout à fait normales. Il convient de noter ici un très bel exemple d'hétérosis chez l'homme. Les hémoglobines humaines comprennent des formes anormales, en particulier celle qui entraîne l'anémie drépanocytaire conditionnée par le gène S à l'état homozygote : anémie grave souvent mortelle. Les hétérozygotes sont dits porteurs du « trait » et ne se distinguent par aucun symptôme très net in vivo. La drépanocytose est rencontrée chez la race noire, parfois avec une fréquence très élevée, puisqu'on trouve certaines tribus de l'Uganda où les porteurs du trait constituent 45 p. 100 de la population. Cette très haute fréquence ne peut s'expliquer qu'en admettant un avantage sélectif très net de l'état

hétérozygote. En 1951 ALLISON apporta la preuve de ce fait en montrant que les porteurs du trait possédaient une très bonne résistance à la malaria. On trouve donc ici un cas concret de supériorité de l'état hétérozygote dû très probablement à une richesse biochimique plus grande de l'individu possédant deux allèles au lieu d'un seul.

Un exemple analogue où l'hétérozygote possède les qualités cumulées des deux homozygotes, est donné par la résistance à la rouille du lin. L'hybride entre deux lignées caractérisées chacune par sa résistance à une race différente de rouille, est résistant aux deux races (Flor.) Avec les tests classiques ces deux facteurs de résistance se comportent comme des allèles vrais.

L'importance attribuée par les généticiens à ce phénomène d'hétérosis n'a donc pas pour origine la recherche de mécanismes génétiques de nature très spéciale. En fait c'est au moment de l'application de nos connaissances génétiques à l'amélioration du rendement et de la vigueur, que s'est posée la question de l'explication de l'hétérosis. Il importait en premier lieu, de déterminer dans le cas précis de l'amélioration du rendement d'une plante, la part de vigueur qui revenait à des éléments fixables, c'est-à-dire à des gènes majeures en petit nombre, et la part réalisée par la structure hybride en elle-même.

III. — La vigueur hybride chez les tétraploïdes

Les manifestations extérieures d'hétérosis sont sensiblement comparables chez les diploïdes et chez les tétraploïdes, et l'origine même des structures tétraploïdes autorise de fortes présomptions pour une identité des mécanismes qui au niveau génique ou chromosomique conditionnent la vigueur hybride.

Un polyploïde est cependant beaucoup plus riche en types hétérozygotes non équivalents : simplex, duplex, trigéniques et tétragéniques chez un tétraploïde par exemple. On doit noter, à ce sujet, que dans maints cas où l'analyse d'un gène est poussée un peu loin, on met généralement en évidence l'existence de plus de deux allèles, voire la décomposition d'un locus en plusieurs sites occupés par des hétéroallèles. La présence des formes tri et tétragéniques n'est donc pas un événement rare.

Dans l'hypothèse de la théorie de la dominance, la vigueur hybride apportée par les effets cumulatifs et complémentaires de gènes à dominance simple ne devrait faire apparaître aucune différence de comportement entre les différents niveaux de complexité des hétérozygotes. Par contre dans le cadre de la théorie de la superdominance, les plantes tétraploïdes malgré leur complexité, se révèlent un instrument d'analyse de choix.

On peut en effet supposer en reprenant les idées de SHULL et EAST ((1936) que plusieurs allèles vrais, à fonction légèrement divergente se rencontrent au même locus sans qu'il y ait dominance totale de l'un sur l'autre, les produits primaires fabriqués ayant simplement des rôles complémentaires ou additifs.

Dans cette hypothèse, il devient très vraisemblable que le tétragénique puisse être avantagé par rapport aux tri et digéniques. Ceci se traduit schématiquement de la manière suivante :

$$abcd > aabc > abbb \text{ ou } aabb \text{ ou } aaab > aaaa$$

Avant d'entrer plus avant dans l'analyse des conséquences de l'une ou l'autre de ces théories, on peut admettre que chez les tétraploïdes, comme chez les diploïdes,

l'amplitude de l'hétérosis est proportionnelle au niveau moyen d'hétérozygotie de l'individu, ou même globablement, de la population, puisqu'en première approximation on peut considérer que les gènes mineurs intervenants dans la vigueur sont répartis de façon à peu près régulière sur l'ensemble du génome.

IV. — Hétérozygotie moyenne dans une population tétraploïde
(Sens de l'évolution de la structure d'ensemble d'une population)

Puisqu'il apparaît que la vigueur d'un individu n'est généralement pas déterminée par quelques loci à effet marquant, mais plutôt par la structure de l'ensemble du génome, il convient de donner une place importante à des notions telles que l'hétérozygotie moyenne, ou la consanguinité moyenne dans une population.

Supposons, par exemple, qu'un ensemble totalement tétragénique, c'est-à-dire ayant atteint un maximum de vigueur imputable à l'hétérozygotie soit soumis à des autofécondations successives. L'étude des jonctions nous permet de suivre au cours des générations, la diminution de chromatine hétérogène. On peut supposer, s'il n'apparaît pas de tares létales, que la diminution de vigueur va suivre une courbe sensiblement correspondante (fig. 12).

Un échantillon issu d'une population naturelle chez une espèce qui se reproduit en panmixie, est très fortement hétérozygote. Nous prendrons le cas extrême (assez improbable d'ailleurs) d'une hétérozygotie totale.

Si nous soumettons cet ensemble à des autofécondations artificielles, l'évolution des structures est définie dans les éléments de la matrice intervenant dans l'étude des jonctions et prend les formes simples suivantes (nous supposons que $\alpha = 0$).

Valeurs propres	Composants principaux
—	—
1/6	$C_1 = abcd$
1/2	$C_2 = aabc + 2(abcd)$
5/6	$C_3 = 6(abcd) + 5(aabc) + 4(aabb) + 3(aaab)$
1/6	$C_4 = 24(aaab) - 32(aabb) + 8(aabc)$

d'où on tire les fonctions d'évolution de chaque structure, à partir de l'échantillon défini initialement :

$$(\text{tétragéniques})_n = \left(\frac{1}{6}\right)^n$$

$$(\text{trigéniques})_n = 2\left(\frac{1}{2}\right)^n - 2\left(\frac{1}{6}\right)^n$$

$$(\text{duplex})_n = \frac{1}{4}\left(\frac{1}{6}\right)^n - \left(\frac{1}{2}\right)^n + \frac{3}{4}\left(\frac{5}{6}\right)^n$$

$$(\text{simplex})_n = \left(\frac{1}{6}\right)^n - 2\left(\frac{1}{2}\right)^n + \left(\frac{5}{6}\right)^n$$

$$(\text{nulliplex})_n = 1 - \frac{7 \cdot (5)^n + 1}{4 \cdot (6)^n} - \left(\frac{1}{2}\right)^n.$$

L'étude des courbes définies par ces expressions (voir figure 16) met en évidence la lenteur de réalisation d'un état homozygote à la suite de plusieurs générations d'intense consanguinité. La diminution de vigueur surtout marquée (dans les hypo-

thèses de travail où nous sommes placés) pendant les premières génération s'atténue ensuite et devient rapidement imperceptible.

Si nous envisageons maintenant un système se reproduisant en panmixie, les éléments étudiés jusqu'ici nous ont montré que le sens d'évolution d'un ensemble est avant tout fonction de l'homogénéité plus ou moins grande du noyau génétique initial. Nous avions pu déterminer avec précision compte tenu de certaines hypothèses le seuil $\frac{1}{f}$ de proportion de gamètes homozygotes (f étant le nombre d'allèles au locus

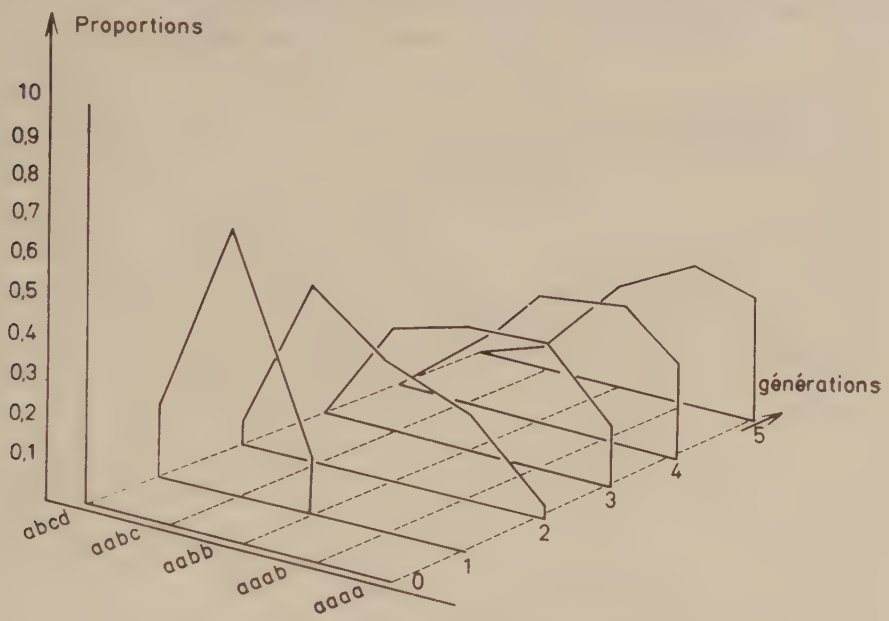


Fig. 16. — *Diagrammes d'évolution des structures génotypiques au cours des générations d'autofécondation*

considéré) à partir duquel la population évolue dans le sens d'augmentation des hétérozygotes à ce locus.

On peut étendre ces conclusions à la structure d'ensemble des gamètes dans une population synthétique par exemple, et considérer l'évolution de l'ensemble des loci en disjonction dans cette population de gamètes. Le seuil précis définissant le sens de glissement est ici difficile à déterminer, du fait de l'impossibilité d'estimer f, nombre d'allèles en disjonction. Ce nombre varie en effet pour chaque locus, où. si l'on s'en tient à la structure d'ensemble, pour chaque élément de chromosome. Il est cependant possible de fixer une limite supérieur de f, en fonction du mode d'obtention de la population synthétique. A titre d'exemple, ces limites seraient :

$f = 2$ pour un hybride simple créé à partir de deux lignées pures ;

$f = 8$ pour un hybride simple créé à partir de lignées ayant été amenées à une homozygotie simplement partielle (homozygotie d'ensemble de la lignée) ;

$f = 4$ pour l'hybride double obtenu à partir de deux hybrides simples fabriqués avec des lignées pures ;

etc.

L'étude des jonctions permettrait une estimation de la proportion des loci où $f = 2$, $f = 3$, $f = 4$, etc...

Même dans les cas plus complexes où l'estimation de f deviendrait impossible, les conclusions suivantes restent valables : chez une espèce se reproduisant en panmixie, la fabrication d'une population synthétique, définie par des familles de départ plus ou moins homozygotes mises en présence, doit mener à une évolution, au cours des générations de panmixie qui constituent la multiplication de cette population. Le niveau moyen d'hétérozygotie, donc la vigueur de la variété ainsi créée, variera obligatoirement. Le sens de cette variation sera fonction de la constitution des géniteurs initiaux, en particulier de leur diversité génique. Lorsque les

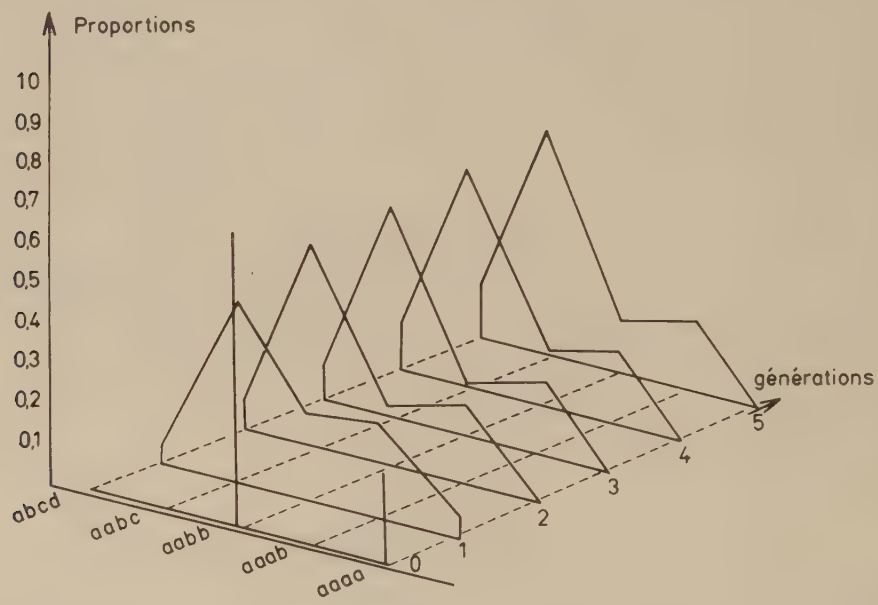


Fig. 17. — *Diagrammes d'évolution des structures génotypiques au cours des générations de panmixie*

plantes constituant le noyau d'origine de la variété ont subi une longue succession de croisements consanguins, la population de gamètes qu'elles produisent est relativement homogène, la structure génotypique de la descendance en panmixie contiendra un assez fort pourcentage de types simplex et duplex, par contre les trigéniques et les tétragéniques seront plus rares. A mesure que les générations de reproduction en panmixie se déroulent la population génotypique évolue vers une augmentation des tri et tétragéniques (voir chapitre IV et fig. 17).

Dans l'hypothèse d'une intervention importante de la superdominance, la vigueur d'une population ayant une telle structure doit augmenter sensiblement au cours des générations de multiplication pour tendre asymptotiquement vers la vigueur maximum.

Dans le cas contraire d'une variété issue d'un noyau de plantes mères très hétérozygotes, au cours des cycles de reproduction en panmixie l'évolution de la popu-

lation se traduira par une augmentation relative des génotypes simplex et duplex aux dépens des tri et tétragéniques. Le maximum de vigueur surtout dans l'hypothèse d'une importante superdominance serait obtenu à la première génération hybride.

Les graphiques représentant l'évolution du niveau d'hétérozygotie moyen de la population peuvent donc traduire valablement les variations de vigueur donc de rendement d'une variété tétraploïde allogame (chapitre IV, fig. 8 et tableau p. 49)

V. — Application au cas particulier d'un hybride simple

Nous supposerons que les lignées ont été fabriquées à partir de plantes totalement hétérozygotes prises dans une population. Dans la pratique, on choisit généralement comme plantes-mères dans les populations, les plantes les plus vigoureuses (c'est-à-dire des plantes qui pourraient être assez fortement hétérozygotes).

La structure d'un hybride simple ainsi fabriqué dépend évidemment du nombre de générations de consanguinité qu'auront subies les lignées constitutives.

Nous envisagerons ici deux hybrides simples constitués l'un à partir de lignées très peu homozygotes, l'autre à partir de lignées ayant une forte homozygotie et nous étudierons le sens d'évolution de leur descendance en multiplication panmictique (nous supposerons dans les deux cas que les deux lignées ont des constitutions alléliques entièrement différentes).

Hybride simple fabriqué avec des lignées n'ayant subi que deux générations d'autofécondation.

Ces lignées ont la structure suivante :

Nulliplex	Simplex	Duplex	Trigéniques	Tétragéniques
2,77	22,22	27,77	44,44	2,77

L'hybride obtenu par croisement entre deux telles lignées sera constitué d'éléments duplex, tri et tétragénique.

Duplex	Trigéniques	Tétragéniques
9,33	42,43	48,22

Les plantes de cet hybride simple donneront une population gamétique caractérisée par :

P_N pourcentage de gamètes homozygotes = 10,17 p. 100.

Les résultats obtenus dans l'étude de l'évolution de l'état hétérozygote au cours

des générations de multiplication panmictique nous permettent de suivre le devenir de cet hybride.

A la génération suivante nous aurons en effet :

$$P_{N+1} \text{ pourcentage de gamètes homozygotes} = \frac{1}{3n} n P_{N+2}.$$

Dans la constitution de l'hybride il peut en effet avoir été apporté au maximum 8 allèles différents au même locus.

L'évolution de cet hybride s'amorce donc dans un sens d'augmentation de l'état homozygote, la proportion de gamètes homozygotes tendant en croissant vers la limite 12,5 p. 100.

Les constitutions génotypiques vont donc dès la première génération marquer un glissement vers les types nulliplex, simplex et duplex.

Hybride simple fabriqué avec des lignées ayant subi dix générations d'autofécondation.

La structure des lignées constitutives a ici été très nettement homogénéisée par de nombreux cycles de consanguinité.

Nulliplex	Simplex	Duplex	Trigéniques	Tétragéniques
72,3 p. 100	15,7 p. 100	11,8 p. 100	0,2 p. 100	

ce qui donnera, par croisement, un hybride de structure à dominante duplex :

Duplex	Trigéniques	Tétragéniques
71 p. 100	27 p. 100	2 p. 100

Les plantes de cet hybride simple, isolées, donneront la population gamétique suivante :

$$P_N \text{ gamètes homozygotes} := 28{,}16 \text{ p. } 100.$$

Un cycle de reproduction panmictique fera évoluer cette constitution et donnera :

$$P_{N+1} \text{ gamètes homozygotes} = 17{,}7 \text{ p. } 100.$$

On constate donc ici une très brutale chute des proportions de gamètes homozygotes qui se manifeste d'ailleurs parallèlement chez les génotypes. Le phénomène d'évolution de cet hybride se fera donc dans un sens opposé au précédent : les génotypes très hétérozygotes, trigéniques et tétragéniques vont s'accroître de génération en génération de manière très sensible pendant les 3 ou 4 premiers cycles de reproduction. Le glissement vers l'équilibre se fera ensuite beaucoup plus lentement.

CHAPITRE VII

QUELQUES ASPECTS DE L'APPLICATION DES RÉSULTATS DE LA GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS A L'AMÉLIORATION DES LUZERNES

Dans les analyses précédentes nous nous sommes constamment efforcés de dépasser, pour un système de reproduction quel qu'il soit, le stade de l'étude à un seul locus. C'est que les problèmes posés par l'amélioration de plantes supérieures, problèmes d'augmentation d'une productivité pour la plupart, sont relatifs à des caractères quantitatifs. Dans de telles recherches la difficulté vient toujours du très grand nombre d'unités génétiques que l'on est conduit à manipuler. Ceci explique que l'analyse de la structure d'ensemble du génome puisse ici présenter un grand intérêt.

Dans cet ordre d'idées, chez les plantes allogames, la méthode de sélection par autofécondation suivie d'une recherche des meilleures combinaisons hybrides est d'une efficacité indiscutable. Le maïs a pu servir de modèle pour ce type de sélection grâce à ses particularités éminemment favorables :

— Séparation sur chaque plante des fleurs mâles et femelles.

— Phénomènes d'incompatibilité peu sensibles aussi bien en autofécondation qu'en fécondation croisée.

— Castration facile.

Pour son application à d'autres espèces, cette méthode rencontre souvent des obstacles dus soit à la biologie florale, soit à la constitution génétique, et qui rendent difficiles la fabrication de lignées ou d'hybrides.

Dans le cas des luzernes sur lesquelles ces premiers résultats ont été appliqués, c'est à la fois la biologie florale et la constitution génomique qui ont orienté le choix de la méthode d'amélioration.

I. — Biologie florale et structure cytologique de la luzerne

La fleur des luzernes cultivées (*Medicago sativa* L.) a une corolle papillonacée. Ses cinq pétales sont inégaux et répartis de la manière suivante : un pétale supérieur très large : l'étendard, deux pétales latéraux : les ailes, deux pétales inférieurs soudés en carène.

Dans cette carène sont enfermés les organes reproducteurs : dix étamines dont neuf soudées en une gouttière sous le pistil, la dixième libre (fig. 18).

L'ensemble colonne staminale et pistil est maintenu sous une certaine tension

FIG. 18. — *Les organes reproducteurs. Le pistil et les* 10 *étamines* (9 soudées en une gouttière sous le pistil, la dixième libre)

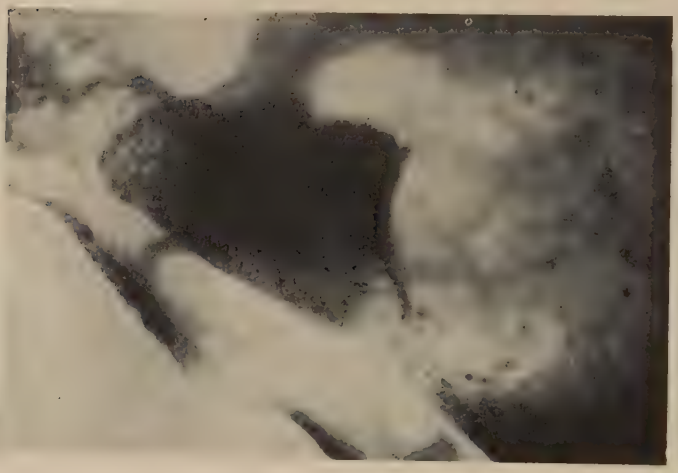


FIG. 19. — *Détail très grossi de l'épaulement charnu de l'aile (en haut à gauche) fixant la carène (en bas) et constituant un bourrelet qui retient les organes reproducteurs*

à l'intérieur de la carène par deux bourrelets constitués par l'ajustement d'une languette portée par la carène dans un épaulement charnu de l'aile (voir fig. 19).

Lorsqu'une action mécanique quelconque (écartement des languettes de la

carène, traction sur les ailes...) écarte ces bourrelets, le pistil et les étamines se rabattent brutalement vers l'étendard (fig. 20).

Une membrane qui jusqu'alors protégeait la surface stigmatique éclate sous le

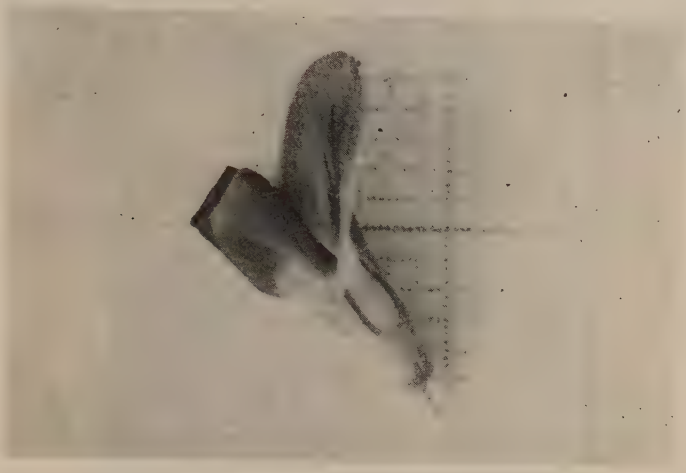


FIG. 20. — *Une fleur vierge avant la visite d'un insecte*

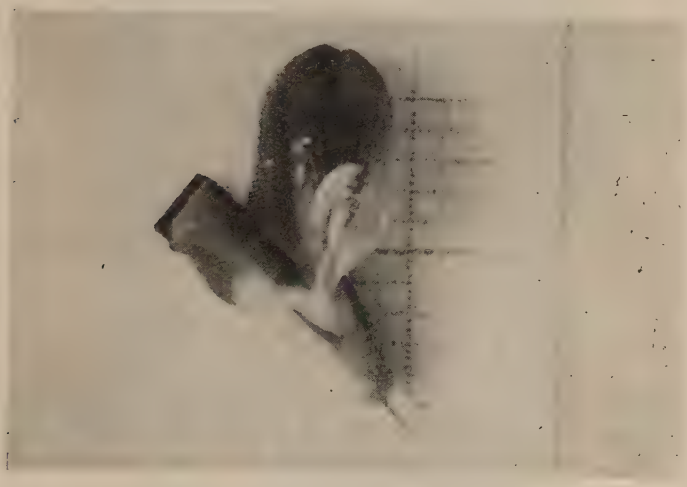


FIG. 21. — *La même fleur déclenchée.*
La compétition entre auto- et allopollen commence

choc et rend réceptrices les papilles du stigmate. Dans ce mouvement balayant, provoqué dans la nature par la visite d'un insecte, le stigmate frappe généralement la partie ventrale du thorax, s'imprégnant au passage des grains de pollen venant des étamines de la plante elle-même (autopollen) et de grains de pollen venant des plantes visitées précédemment par l'insecte (allopollen (fig. 21, 22, 23, 24).

Les proportions d'allo et d'autopollen garnissant le stigmate sont évidemment

FIG. 22. — *La fleur papilionacée* (10 *mm environ*)
La colonne staminale est en train de sortir de la carène

FIG. 23. — *Sur la surface stigmatique réceptive, un grain de pollen a commencé à germer.*

très variables : une détermination à l'aide du phosphore marqué nous avait donné les rapports approximatifs suivants : 1/5 d'allopollen et 4/5 d'autopollen. Cette proportion assez importante d'allopollen peut être expliquée par le vol des pollinisateurs : bien qu'il y ait des différences spécifiques, la plupart des hyménoptères (en majorité des bombus) que nous avons observés visitent en moyenne 4 à 5 fleurs d'une même plante puis se déplacent d'un ou deux mètres pour se poser sur des plantes voisines afin d'y recommencer l'opération. Le croisement dans la nature se fait donc en plus forte proportion entre plantes situées à proximité l'une de l'autre.

Par marquage du pollen, nous avons pu observer que, dans une culture continue

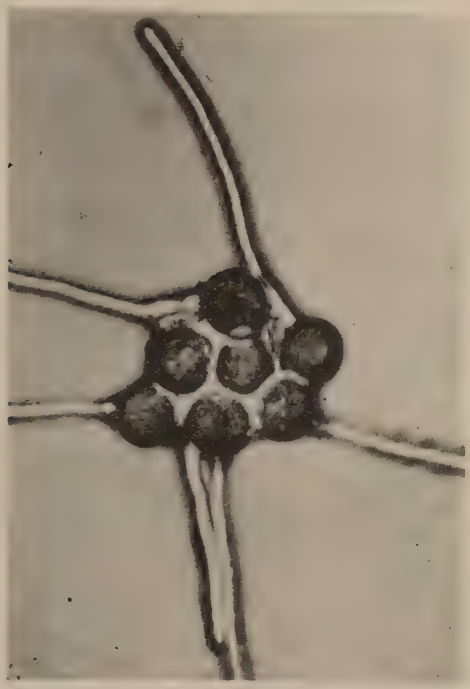


FIG. 24. — *Grains de pollen en cours de germination*

de luzerne, le pollen d'une plante était réparti en majeure partie sur ses voisines immédiates, et qu'il était vraiment exceptionnel d'en retrouver des traces au-delà d'un rayon de 10 mètres.

Si les conditions de milieu (humidité, température) ne sont pas défavorables, chaque grain de pollen développe un tube pollinique qui pénètre dans le tissu conducteur en direction de l'ovaire. Un mécanisme régulateur mettant en jeu une ou des substances de croissance accélère l'élongation des tubes issus d'allopollen. Lorsque l'auto et l'allopollen sont en concurrence sur le stigmate, la probabilité d'une autofécondation est donc extrêmement faible. Mais il n'en est pas moins vrai, sauf dans les cas assez rares d'autostérilité, que l'autofécondation peut se réaliser si la quantité relative d'allopollen est très faible ou nulle.

D'une manière générale, le taux d'autofécondation est fonction du produit :

$$\frac{\text{quantité d'autopollen}}{\text{quantité d'allopollen}} \times \frac{\text{Vitesse de croissance de l'autopollen}}{\text{Vitesse de croissance de l'allopollen}}.$$

La plupart des plantes n'étant pas autostériles il est donc possible d'obtenir une certaine quantité de graines par autofécondation artificielle. Techniquement l'opération est extrêmement simple : sur les inflorescences, les fleurs épanouies avec colonne staminale apparente sont soigneusement éliminées. Les fleurs qui sont à un stade correct et qui n'ont pas encore subi la visite des insectes sont déclenchées à l'aide d'une pointe fine quelconque.

On traite ainsi 3 à 400 fleurs par plante retenue. Aussitôt la fin de l'opération les inflorescences sont groupées sous des sacs de papier sulfurisé imperméable à l'eau mais laissant passer l'air (fig. 25).

FIG. 25. — *Autofécondation*
Les fleurs sont déclenchées avec une pointe de crayon et ensachées immédiatement

La maturation des gousses sous ces sacs est excellente. Cependant le succès de l'autofécondation est assez réduit (5 à 10 p. 100) et les gousses obtenues ont un nombre de graines relativement faible : moyenne variant de 1 à 2 alors qu'en fécondation libre les moyennes sont supérieures à 3.

Lorsqu'on veut réaliser une hybridation, les dimensions de la fleur et la disposition des étamines rendent très longue et assez hasardeuse la castration à la main. La castration chimique à l'aide d'une solution alcoolique est plus commode. Cette technique est utilisée dans les cas d'étude de disjonctions génétiques. (Trempage

de la fleur déclenchée dans l'alcool à 55° pendant 5 secondes. Séchage 2 heures, avant la pollinisation).

Pour les besoins de l'amélioration, l'expérience a montré qu'on obtient sans castration une très bonne fréquence de fécondation croisée (97 p. 100 en moyenne) en apportant un gros excès d'allopollen. Cette méthode rapide permet de fabriquer chaque année un nombre d'hybrides relativement important. Sur chaque plante retenue comme femelle on prépare 100 à 150 fleurs de la même manière que pour l'autofécondation à cette différence près que les extrémités d'inflorescence composées de jeunes boutons doivent être éliminées afin de diminuer pendant la maturation sous le sachet, les risques d'autodéclenchement donc d'autofécondation. Le pollen de la

Fig. 26. — *Prélèvement sur une lame de verre du pollen qui sera utilisé dans l'hybridation*

plante choisie comme parent mâle est récolté sur l'angle d'une lame de verre. On y amasse ainsi le pollen de cinq à dix fleurs.

Avec cette même lame on déclenche le pistil des fleurs femelles : celui-ci doit se rabattre violemment sur l'amas de pollen du père déposé à l'angle de la lame. Une étude réalisée en collaboration avec le Dr Francesco Bonciarelli a confirmé qu'en renouvelant toutes les quatre pollinisations, le prélèvement de pollen du parent mâle on avait, même en absence de castration, un maximum de 6 p. 100 d'autofécondation. Cette méthode rapide nous a permis de réaliser une moyenne de 150 hybridations chaque été (fig. 26).

Cet ensemble de la structure florale, la part assez faible de réussite en autofécondation, l'impossibilité de castration mécanique en série sont déjà par eux-mêmes

des obstacles à une stricte application de la méthode classique d'amélioration des plantes allogames.

La structure cytologique vient à son tour rendre plus complexes les problèmes de sélection. La garniture chromosomique de la luzerne comprend en effet 32 chromosomes qui appartiennent à 4 génomes de 8 chromosomes. La méiose nous renseigne assez mal sur l'homologie de ces 4 génomes. Les nombreux modes d'hérédité tétraploïde de caractères étudiés chaque jour confirment l'idée d'une constitution génétique fortement autopolyploïde. Les associations bivalentes assez nombreuses chez cette espèce (résultats de GRUN sur 1 257 comptages) ne prouvent en rien

FIG. 27. — *Préparation en serre des familles « inbred » qui constitueront la pépinière de plantes isolées*

qu'une partie du génome ait une structure diploïde. Ce comportement de la méiose est simplement dû, comme chez un grand nombre d'autres espèces tétraploïdes, à la difficulté de réalisation d'une attraction multiple, équilibrée et simultanée des chromosomes, condition nécessaire à la formation de quadrivalents à la métaphase.

Cette constitution fortement autotétraploïde modifie donc comme nous l'avons vu, les potentialités d'action sur la structure génétique d'ensemble des individus.

Une orientation rationnelle de l'amélioration de la productivité des luzernes ne pouvait donc venir que comme application après observation de la biologie florale, des résultats essentiels de la génétique évolutive des tétraploïdes.

II. — Étude sur plantes isolées — Phase de consanguinité

Bien qu'il soit possible par autofécondation artificielle de réaliser petit à petit une augmentation de l'homozygotie, il est illusoire de se fixer pour but l'obtention

de lignées génétiquement pures. Bien plus, la probabilité d'obtenir une homozygotie pour des caractères conditionnés par un nombre de gènes important est pratiquement nulle.

La phase de consanguinité réalisée en pépinière n'a donc pas du tout le même objectif que chez le maïs (fig. 27).

Elle a d'abord pour but l'analyse de caractères simples du contenu héréditaire de certains individus. Par l'autofécondation on amène progressivement au niveau phénotypique toutes les couches récessives contenues dans le génotype de la plante initiale.

L'autofécondation n'a aucun rôle créateur de caractères, elle ne peut faire apparaître que des éléments déjà contenus dans la plante intiale. La concentration, donc l'homogénéisation qui est obtenue au cours de cette phase du travail, se fait surtout par perte ou par élimination volontaire d'un certain nombre d'allèles.

Quand, après deux ou trois cycles d'autofécondation, une descendance n'aura contenu aucun individu déficient pour un caractère donné pouvant se manifester sous une forme soit favorable soit défavorable, on pourra considérer que la famille est épurée des allèles entraînant le phénotype défectueux et utiliser la descendance elle-même comme géniteur de la qualité.

Dans le même ordre d'idées, l'utilisation de la consanguinité en pépinière aura pour objectif la réalisation de l'homozygotie pour ces caractères conditionnés par un petit nombre de gènes.

En ce qui concerne les luzernes, certains de ces caractères peuvent être étudiés génétiquement : intensité des colorations florales, pigmentation flavonique des fleurs, anomalies morphologiques de la corolle, présence de feuilles unifoliées. Conditionnés par un ou deux gènes ils peuvent être très rapidement fixés par autofécondation.

Dans d'autre cas la classification et l'interprétation des disjonctions sont beaucoup moins simples et cependant on a pu empiriquement déceler un certain nombre de caractères dont le conditionnement génétique n'est pas élucidé mais sur lesquels on peut exercer une action sélective sensible pendant la phase de consanguinité. On peut penser que pour ces caractères on amène à l'homozygotie une partie des gènes composants. La précocité, la largeur des feuilles, le port plus ou moins étalé semblent appartenir chez la luzerne à cette catégorie d'expression.

Il faudrait cependant se garder de conclure trop rapidement sur les possibilités de fixation d'un caractère donné. Si nous nous reportons aux études de jonctions, nous convenons qu'un fragment chromatique rendu rapidement homogène dans une famille, peut très bien chez une autre rester très longtemps hétérogène. Une même expression phénotypique (forme des feuilles par exemple) pourra se comporter de manière très différente dans deux familles.

Prenons l'exemple d'un caractère conditionné par quatre gènes majeurs indépendants. La probabilité qu'il y ait fixation après 5 générations d'autofécondation sera donnée par la loi binomiale ($p = 0{,}45$ étant la proportion chromatique homogène après 5 générations d'autofécondation).

Nous devrons alors avoir :

$$P_4^4 = \frac{4!}{4!}(0{,}45)^4 = 0{,}4 \text{ p. } 100.$$

La probabilité est faible, mais si elle a été réalisée dès ce stade, le caractère restera définitivement fixé dans la famille.

L'ignorance de cette diversité possible de comportement d'un même caractère suivant les familles, amène souvent les sélectionneurs à rechercher très longtemps en vain, un phénotype qu'ils ont obtenu facilement une première fois.

Dans la pratique les opérations citées ci-dessous se sont déroulées entre les années 1950 et 1956 pour ce qui concerne les pépinières de plantes soumises à des croisements consanguins.

Les écotypes pris comme origine étaient pour la plupart issus de prospections effectuées par MM. MAYER, ECOCHARD, VINCENT dans les populations naturelles françaises qu'ils avaient pu caractériser. D'autres origines (allemandes : luzerne de Franconie ; belges : luzerne d'Harmignies ; italiennes : San Pastore, Marchigiana, Polesana ; turque : luzerne de Kayseri) ont servi, elles aussi, de base à la constitution du matériel.

Les pépinières à grand espacement pour étude plante par plante ont été installées à Versailles sur différentes parcelles : parcelles C ; A ; 5 ; La Cage ; La Mulasserie ; la Lanterne. Les conditions de sol dans ces différentes parcelles sont sensiblement les mêmes et peuvent être assimilées au type appelé limon des plateaux. C'est un sol qui en lui-même est un excellent régulateur, l'épaisseur du limon étant importante. Les couches reposent d'ailleurs, dans les parcelles utilisées, sur une nappe plus argileuse retenant elle-même bien l'eau et accroissant ainsi les qualités de ce limon.

On peut caractériser ces sols de la manière suivante :

Analyse physique	%
Sable grossier	1,0
Sable fin	61,5
Limon	21,8
Argile	15,7

Analyse chimique	%
pH	7 à 7,5
N	1,05
P	15
K	35

TABLEAU I

Hauteurs mensuelles des précipitations	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
1957	22,4	84,7	18,1	18,2	28,4	48,5	81,0	53,9	74,0	25,1	27,9	29,6
1958	83,9	80,8	26,4	54,6	64,5	89,6	110,6	51,2	48,6	51,4	38,5	58,2
1959	97,7	0,8	47,2	67,4	17,4	32,1	15,1	27,2	0,6	40,4	39,7	84,7
1960	44,2	39,6	42,8	16,9	17,0	61,2	62,9	99,6	64,6	112,4	72,7	57,0
1961	63,0	36,4	2,4	46,9	52,5	42,0	64,7	4,2	69,3	56,3	69,1	50,5
Normales 1928-1961	52,4	40,5	34,0	44,2	56,4	53,0	52,1	54,2	53,4	52,5	53,3	51,2

La pluviométrie annuelle moyenne est voisine de 600 mm ce qui, comparé à l'ensemble de la France est relativement peu élevé. Il faut cependant noter que la répartition est très régulière. Les hauteurs mensuelles de précipitations mesurées par la Station de bioclimatologie INRA (Versailles) ont donné : (tableau 1 p. 82)

Les années pendant lesquelles se sont déroulées les études en pépinières correspondaient à des précipitations annuelles légèrement inférieures à la moyenne cependant en aucun cas les luzernes n'ont souffert de la sécheresse.

Les températures ont, elles aussi, asssez rarement joué le rôle de facteurs sélectifs marquant (sauf en ce qui concerne les populations d'origine méditerranéenne). Seules les années 1946-1947 et 1955-1956 ont permis une discrimination vraiment efficace.

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Températures normales 1928-1961 sous abri à 2 m.....	2,8	3,6	6,8	9,6	12,9	16,0	18,0	17,7	15,4	10,8	6,7	3,7

Les différentes familles de luzernes étudiées à partir de populations d'origine variée au cours de cette première partie du travail, sont notées pour différentes qualités dont le conditionnement génétique correspond plus ou moins étroitement aux types d'hérédité discutés précédemment. Ce sont entre autres : la résistance à des parasites cryptogamiques (*Peronospora estivalis*, *Uromyces striatus*, *Pseudopeziza medicaginis*), la résistance à la verse, le comportement en jours courts plus ou moins lié à la résistance au froid, le port de la plante, la largeur des feuilles et la présence de folioles supplémentaires, la précocité à la floraison, l'aptitude au grainage, etc...

L'homogénéisation des phénotypes à l'intérieur d'une descendance pour l'ensemble de ces éléments est plus ou moins rapide et plus ou moins poussée. Remarquons d'ailleurs ici que, même à un niveau génétique d'homozygotie assez poussé, l'homogénéité phénotypique des familles est encore relativement très médiocre. Little (1934) avait déjà constaté qu'au cours de l'évolution d'un individu il y avait coïncidence entre la période de vigueur maximum et celle de plus grand stabilité des caractères. Nous devons donc penser ici que les familles consanguines peu vigoureuses extériorisent au maximum les différences d'adaptation. Nous retrouverons ces phénomènes d'homéostase et nous les approfondirons chez les hybrides.

En cours de travail des quantités de familles sont éliminées. Parmi celles qui sont retenues après 2 ou 3 générations d'autofécondation, il arrive fréquemment qu'une des qualités indispensables (résistance au froid, précocité, production grainière, etc.) ne puisse être acquise. Nous avons vu en effet que l'autofécondation ne pouvait avoir qu'un rôle de concentration et non de création de caractères. Le remède dans ce cas est alors le croisement de correction par un géniteur possédant avec une très forte intensité le caractère favorable recherché. Une phase d'homogénéisation doit alors être reprise immédiatement au cours de laquelle on retiendra les individus recombinés.

De toute manière chez ces tétraploïdes, l'homogénéisation sera surtout phénotypique et il ne faudra pas perdre de vue que l'ensemble de la structure de la plante est encore très hétérozygote. On peut rappeler ici les structures obtenues après 2 et après 10 générations successives d'autofécondation :

TABLEAU 2

	Nulliplex (%)	Simplex (%)	Duplex (%)	Trigéniques (%)	Tétragéniques (%)
2 années d'autofécondation	3	22	28	44	3
10 années d'autofécondation	72,3	15,7	11,8	0,2	3

Comme ceci arrive fréquemment lorsqu'on impose à une espèce allogame un système de reproduction avec consanguinité, les familles « inbred » de luzerne manifestent une assez nette diminution de vigueur dès la première et la deuxième génération d'autofécondation. Dans ces descendances, les individus dès les premiers jours suivant le semis démarrent moins rapidement, leur feuille cotylédonnaire est plus petite, la somme de température nécessaire pour la fabrication des quatre premières feuilles trifoliées est plus considérable.

Au stade adulte l'ensemble de la plante est moins vigoureux, tiges moins hautes, nombre de tiges plus réduit, surface foliaire plus faible. La persistance (pourcentage des plantes subsistant après 4 années d'exploitation) la vitesse de repousse et surtout le rendement en fourrage vert sont très nettement diminués.

TABLEAU 3

	Population d'origine	Nombre de générations d'autofécondation			
		1	2	3	4
Persistance.....	90 %	82	80	72	
Hauteur moyenne en dm	5,84	5,16	4,54	4,51	4,57
Rendements.....	100,0	— de la moyenne 65,1 — de la meilleure descendance « inbred » 88,0 — de la moins bonne 40,2.			

Il apparaît cependant des différences très nettes de vigueur entre les différentes descendances à un même niveau d'autofécondation. Comme il est peu probable que ces différences puissent être expliquées par un progrès vers l'état homozygote, statistiquement plus ou moins poussé suivant les familles, on doit envisager que certains éléments intervenant dans le rendement, ont pu être captés pendant la phase de consanguinité, parce qu'ils sont conditionnés de manière génétiquement simple

ou tout au moins, parce qu'une part importante de leur expression phénotypique ne relève que de quelques gènes. Si ces éléments ont pu être amenés à l'état homozygote chez les partenaires qui seront croisés, ils se retrouveront à fortiori, dans toutes les combinaisons hybrides.

Dans le but d'étudier cet aspect de la question, plusieurs séries de croisements ont été entrepris chez des familles qui avaient subi un nombre de générations d'autofécondation comparable et qui présentaient toutes un état sanitaire satisfaisant. De manière à éviter une trop grande diversité génétique, nous avons réalisé, à partir d'une même origine, des familles consanguines en sélectionnant les unes pour leur apparence vigoureuse, en recherchant chez les autres une tendance vers un type sain mais d'aspect phénotypique plus fragile.

Les premières séries analysées comprenaient les deux groupes de croisements suivants :

1) Croisements entre plantes peu vigoureuses à faible longueur d'entre-nœuds, tiges peu nombreuses et fines.

Six hybrides mis en essai ont donné les rendements annuels suivants : 104 — 119 — 127 — 132 — 133 — 143.

2) Croisements entre plantes très dressées, hautes, à fortes et nombreuses tiges, riches en feuilles.

Sept hybrides issus de croisements à l'intérieur de ces types de plantes ont donné les rendements annuels suivants : 142 — 147 — 173 — 175 — 186 — 191 — 204.

La différence entre ces deux séries, qui portaient sur des nombres d'hybrides relativement faibles apparaît cependant nettement significative ($t = 4{,}68$).

Nous avons d'ailleurs renouvelé trois années successives à partir de la même collection de luzerne initiale le même type d'expérience portant sur des effectifs plus élevés. Nous avons obtenus respectivement des gains de rendement annuels de 37 p. 100, 38 p. 100 et 25 p. 100 pour les hybrides simples issus de lignées vigoureuses, ceci dans des conditions pédoclimatiques très variées (Versailles : La Cage, 1959 ; Versailles : les Closeaux, 1960 ; Lusignan : le Chêne, 1961) ce qui donne donc un ordre de grandeur assez général de l'avantage des structures hybrides.

Un certain nombre de qualités peuvent donc être cumulées chez les parents au cours de la phase de consanguinité. Ces éléments sont évidemment, pour la plupart, génétiquement complexes. Il faut croire cependant qu'ils entrent dans la partie fixable des loci correspondant à la théorie de la dominance. On peut penser en effet que, parmi les caractères dominants favorables à hérédité complexe il existe certains niveaux dans la complexité, tels que la consanguinité permet d'en fixer les éléments les plus simples.

Un travail plus précis reste maintenant à poursuivre pour déterminer l'héritabilité de ces divers éléments, ou plus précisément, l'importance du nombre de gènes intervenant dans leur conditionnement. On devrait ainsi aboutir à une hiérarchisation des composantes du rendement permettant de gagner en efficacité pendant la première phase du travail. Il est très intéressant, pour ces caractères, d'étudier la dominance phénotypique, c'est-à-dire une dominance statistique obtenue par additivité des effets d'un ensemble de facteurs. Même dans les cas, très probables d'ailleurs, d'actions majeures, sensibles à notre échelle, il intervient pour les caractères polygéniques, un ensemble de modificateurs, affaiblissant ou au contraire, stimulant l'expression phénotypique. On ne peut alors envisager qu'une dominance

d'ensemble, mesurable par la distance entre la valeur de l'hybride et celle de la moyenne des parents.

MATHER a défini la Potence, grandeur de même nature.

$$\mathcal{P} = \frac{F_1 - \frac{P_i + P_j}{2}}{\frac{P_i - P_j}{2}}$$

Comme nous l'avons déjà noté, même dans les familles consanguines les plus vigoureuses nous n'avons jamais obtenu de rendement végétatif comparable à celui d'une population. Il n'est donc pas possible de fabriquer une variété à partir d'une seule famille de luzerne. Lorsqu'une descendance élaborée en pépinière est jugée suffisamment intéressante pour sa résistance aux maladies et aux accidents climatiques, suffisamment homogènes pour un type de port et une précocité de développement définies, elle peut entrer dans la phase d'hybridation qui devra restaurer les qualités de productivité et de vigueur liées à l'état hybride.

III. — Recherche des meilleures combinaisons hybrides

Il semble bien que l'extériorisation de la vigueur hybride soit liée à deux phénomènes :

— Tout d'abord un phénomène de structure : dans l'étude de la vigueur hybride nous avions noté que les tétraploïdes pouvaient constituer un intéressant matériel d'analyse du phénomène d'hétérosis grâce aux nombreux niveaux hétérozygotes existants : simplex, duplex, trigéniques ou tétragéniques. En ce qui concerne la structure d'ensemble du génome, la proportion de chromatine homozygote a une grande importance, mais la nature de l'état hétérozygote est extrêmement importante elle aussi. La manifestation de la dominance et de la superdominance est liée au nombre de structures hétérozygotes en présence, en particulier la richesse d'un tétragénique doit pouvoir permettre un maximum d'expression de l'hétérosis.

— Se superposant à ceci, un phénomène de combinaison entre géniteurs peut modifier très nettement le niveau de vigueur obtenu : certaines associations d'allèles réalisent probablement de meilleurs équilibres du métabolisme alors que d'autres au contraire sont très nettement désavantageuses. (Il nous est arrivé, par exemple, de réaliser des hybrides dont le rendement est à peine comparable à celui de médiocres lignées issues de 3 ou 4 générations d'autofécondation).

De nombreux auteurs ont parlé de bonne aptitude à la combinaison générale dans les cas où un même géniteur donnait des descendances de valeur, quel que soit le partenaire qu'on lui associait, et ont, par opposition, appelé aptitude à la combinaison particulière, le résultat de chaque hybridation pris individuellement. SPRAGUE et TATUM ont défini en 1942 l'aptitude à la combinaison générale comme la performance moyenne d'une lignée dans des combinaisons hybrides, l'aptitude à la combinaison particulière (*specific combining ability*) étant mesurée par l'écart entre le rendement de l'hybride et la moyenne des parents (SPRAGUE G. F. and TATUM L. A. : general vs. specific combining abitity in single crosses of corn. *Journ. Amer. Soc. Agron.*, **34**, 923-932, 1942). Il semble après une analyse des résultats que chez la luzerne ces deux phénomènes sont de nature totalement distincte (des résultats parallèles chez la plupart des plantes allogames permettraient de généraliser ceci).

L'aptitude à la combinaison générale ayant probablement pour cause l'existence de facteurs du rendement dominants et amenés à l'état homozygote chez l'un des partenaires du croisement, est une qualité intrinsèque de ce partenaire et se retrouve dans ses descendants quel que soit le mode de reproduction. Il semble donc que le terme aptitude générale à la combinaison masque la véritable nature du phénomène.

Dans le matériel végétal que nous avons expérimenté, il existe en fait une superposition des effets de facteurs dominants fixables (aptitude à la combinaison générale) et d'interactions alléliques favorables ou défavorables (aptitude à la combinaison particulière). Les résultats que nous avons obtenus montrent d'ailleurs que les phénomènes d'interaction allélique ont une influence majeure sur le rendement.

Pour analyser cet ensemble d'hypothèses il était nécessaire de réaliser un grand nombre d'hybrides et de mettre au point un dispositif expérimental efficace permettant la mesure de leur vigueur.

La constance dans les résultats des essais qui vont suivre prend d'autant plus de valeur qu'ils ont été répétés plusieurs années, donc dans des conditions climatiques différentes, et en deux lieux : Lusignan et Versailles où les natures des sols sont assez dissemblables.

Les sols de Versailles ont été définis précédemment comme des limons « des plateaux », alors qu'à Lusignan la formation pédologique est dénommée « terre rouge à châtaigniers ». Ce sont des limons rouges à silex, profonds, reposant sur des calcaires du jurassique moyen, desquels ils résultent, en partie, par décalcification. Ces sols occupent une position médiane entre les très mauvais limons battants et les sols bruns calcaires.

Leur perméabilité moyenne est de 3,6 cm/heure avec un indice de stabilité S de 1,72.

L'analyse granulométrique d'un prélèvement effectué dans la zone des essais a donné les résultats suivants :

TABLEAU 4

Profondeur en cm	Éléments supérieurs à 2 mm	Matière organique	Éléments					pH
			2	2-20	20-50	50-200	0,2 à 2 mm	
0-10	6,3	2,35	14,80	37,85	27,30	5,95	11,75	7,25
40-50	0	0,80	18,20	31,30	20,80	6,15	22,05	7,25
80-90	14,2	0,35	25,60	13,80	8,65	6,15	45,45	6,80
90-100	0	0,45	39,40	19,80	15,90	4,80	19,65	6,45

Dans la zone expérimentée nous avons donc des teneurs en argile de 15 à 20 p. 100 — limons 30 à 35 p. 100 — sables fins 20 à 30 p. 100 — sables grossiers 20 p. 100.

calcaire = traces
P = 8
K = 70.

La capacité de rétention des sols en eau, et la répartition annuelle de pluvio-

métrie sont moins bonnes à Lusignan qu'à Versailles bien que la hauteur d'eau soit supérieure.

TABLEAU 5

Hauteurs mensuelles des précipitations en m/m

	Lusignan 1962	Lusignan 1961	Moyenne Venours 1958 à 1961	Moyenne Civray 1891 à 1930
Janvier	128	167	128	64
Février	25	38	45	66
Mars	130	2	48	77
Avril	57	92	75	61
Mai	73	72	46	71
Juin	17	62	66	61
Juillet	70	76	68	51
Août	22	15	58	59
Septembre	72	25	48	55
Octobre	59	93	108	79
Novembre	105	121	93	95
Décembre	47	160	121	90

Les luzernes n'y souffrent de la sécheresse que l'année d'implantation.

La température moyenne à Versailles est en général voisine de 11°, à Lusignan de 11°5.

TABLEAU 6

Lusignan - températures moyennes planimétrées pour 1961-1962

	1961	1962
Janvier	4,138	4,043
Février	7,854	2,652
Mars	8,753	3,127
Avril	11,986	7,672
Mai	12,345	9,739
Juin	16,576	14,737
Juillet	17.442	15,889
Août	16,392	18,811
Septembre	17,875	16,055
Octobre	11,277	10,648
Novembre	5,768	4,469
Décembre	4,416	0,074

En résumé, le climat des années et des lieux où les vigueurs hybrides ont été étudiées, peut être caractérisé de la manière suivante :

1957 — Versailles : pluviométrie un peu faible — températures moyennes ;

1958 — Versailles : pluviométrie forte — températures de juin faibles ;

1959 — Versailles : sécheresse d'été marquée — températures élevées ;
1960 — Versailles : pluviométrie moyenne — températures moyennes ;
1961 — Lusignan : pluviométrie août-septembre faible — températures douces ;
1962 — Lusignan : sécheresse de printemps et d'été avril-juin-août marquée
température de printemps faibles.

La collection de descendances en consanguinité de la Station centrale d'Amélioration des plantes de Versailles que nous avons entretenue et enrichie depuis 1951 a permis l'exécution d'un tel programme. Chaque année, le nombre de croisements réalisés à la main a varié entre 120 et 200. Pour chacun de ces croisements, le nombre moyen de graines obtenues était d'une centaine.

Pour des raisons pratiques, le critère de la vigueur a été le poids de la matière verte et de la matière sèche produite annuellement. Cette production étant liée au peuplement, les essais de rendement devaient être effectués de manière très pré-

Fig. 28. — *Germination des semences hybrides. 24 heures plus tard les plantules seront mises en terre*

cise chaque plante étant également espacée de sa voisine. Le repiquage des individus s'imposait donc, mais pour éviter les effets de la transplantation il fut effectué à un stade extrêmement jeune, dès que la radicule émergeait de la graine mise à germer en boîte de Petri. Des précautions préalables avaient été prises pour que les différences de perméabilité des enveloppes de graines n'interviennent pas sur la vitesse de germination (fig. 28).

La mise en place réalisée à ce stade très précoce, avec des espacements de 10 centimètres entre plantes sur la ligne et de 20 cm, entre lignes, donne un peuplement pratiquement parfait et permet de mettre en évidence des différences relativement faibles.

Le dispositif expérimental est un essai en blocs (6 répétitions de 10 plantes distribuées au hasard dans chacun des blocs). Les rendements obtenus sur d'aussi petites parcelles élémentaires sont valables à la condition de soigner énormément le développement des plantes et d'éviter toute cause locale d'hétérogénéité.

A cette condition les classements obtenus entre variétés sont en très bonne concordance avec les classements obtenus en parcelles plus grandes semées dans les conditions de la pratique agricole.

La précision que l'on peut attendre avec ces dispositifs est de l'ordre de 12 à 15 p. 100 pour la comparaison entre deux hybrides. Malgré la faible dimension de l'échantillon représentatif cette précision peut être obtenue grâce à l'excellente homogénéité des hybrides : contrairement à ce qu'on pense encore trop souvent, les hybrides simples montrent toujours une uniformité phénotypique très nettement supérieure à celle des lignées les plus homogènes. Ce phénomène auquel LERNER (1954) donna le nom d'homéostase génétique avait déjà été rencontré chez la Drosophile (Ph. L'HÉRITIER : Étude de variations quantitatives au sein d'une espèce : *Drosophila melanogaster*, Paris, *Archives de Zoologie Expérimentale*, 1937). Voici quelques-unes des phrases caractéristiques de cette étude : « Très généralement F_1 qui ne présente ni plus, ni moins de fluctuation génétique que les races parentales est nettement moins variable ; ce fait suggérerait qu'au contraire un génotype hybride admet moins de variabilité qu'un génotype pur. Cela est, d'autre part, rendu plausible par la corrélation qui semble exister entre vigueur et faible variabilité.»

« ... En F_2 la ségrégation, en introduisant une fluctuation génétique a tendance à accroître la variabilité, tandis que le résidu de vigueur hybride a l'influence inverse au total F_2 est plus variable que F_1 mais par rapport aux souches parentales, sa position peut être quelconque. » Cette homéostase définie sur le plan physiologique par W. B. CANNON, comme l'ensemble des états stables maintenus dans un organisme par la coopération de ses mécanismes physiologiques complexes, est en réalité tout à fait liée aux phénomènes de dominance et surtout de superdominance. L'organisme hybride posséderait des possibilités d'adaptation et des systèmes d'autorégulation lui permettant d'être moins sensible aux conditions variables des milieux internes ou externes.

Il semble donc que dans beaucoup de circonstances l'utilisation des F_1 puisse être élargie ; en particulier comme source de matériel uniforme pour des expériences biologiques et en amélioration des plantes potagères où l'homogénéité du produit est fondamentale.

Le dispositif d'essai utilisé pour tester nos hybrides a fourni des résultats expérimentaux concernant les aptitudes à la combinaison générale. Nous avons montré que la valeur moyenne d'un géniteur utilisé dans un grand nombre de combinaisons pouvait difficilement faire prévoir la qualité d'un hybride simple réalisé à l'aide de ce géniteur.

C'est ainsi par exemple, qu'une plante ayant subi 3 générations d'autofécondation, utilisée dans 5 croisements différents dont la valeur moyenne a été de 110,6 (la variété témoin ayant eu un rendement de 100) a donné des valeurs extrêmes de 127 et de 89, la valeur la plus faible étant nettement inférieure à celle d'une population.

Ceci confirme, comme nous l'avons vu, que les interactions alléliques ont chez la luzerne une importance primordiale.

L'aptitude à la combinaison particulière ou individuelle étant plutôt un phénomène de bon équilibre ou de bonne association allélique, on pouvait prévoir que l'héritabilité de ces qualités de rendement était très médiocre.

En vue de vérifier ceci nous avions croisé entre elles 2 séries constituées par 3 plantes sœurs prises dans deux familles phénotypiquement homogènes ; en 5e génération d'autofécondation : les rendements annuels en matière sèche ont été significativement différents, montrant qu'au niveau d'homozygotie atteint après 5 générations d'autofécondation, des plantes sœurs peuvent encore présenter

des aptitudes particulières à la combinaison très différentes. Il n'est pas possible, à ce niveau, de constituer des groupes de bonne valeur combinatoire, en utilisant des géniteurs apparentés à deux plantes ayant donné un excellent hybride.

L'expérimentation fondamentale a porté sur l'étude des relations entre l'intensité d'hétérosis et les différents niveaux d'hétérozygotie.

Dès 1954 nous avions obtenu les résultats de l'expérience suivante : en autofécondant un grand nombre de plantes prises dans la population de luzerne flamande (écotype très caractéristique par son port, son système radiculaire, sa coloration florale, etc.) nous avions réalisé différentes familles. Une collection comprenant des familles ayant subi 0, 1, 2, 3, ou 4 générations successives d'autofécondation a été soumise à une fécondation libre.

Les graines récoltées sur ces cinq types de descendances ont été semées en essai comparatif de rendement. Leur production annuelle de matière verte en tonnes par hectare a été (Versailles-E Nord, 1954) :

Population d'origine	58,72
Fécondation libre après 1 génération d'autofécondation	53,78
Fécondation libre après 2 générations d'autofécondation	45,40
Fécondation libre après 3 générations d'autofécondation	41,86
Fécondation libre après 4 générations d'autofécondation	40,27
Plus petite différence significative	3,4

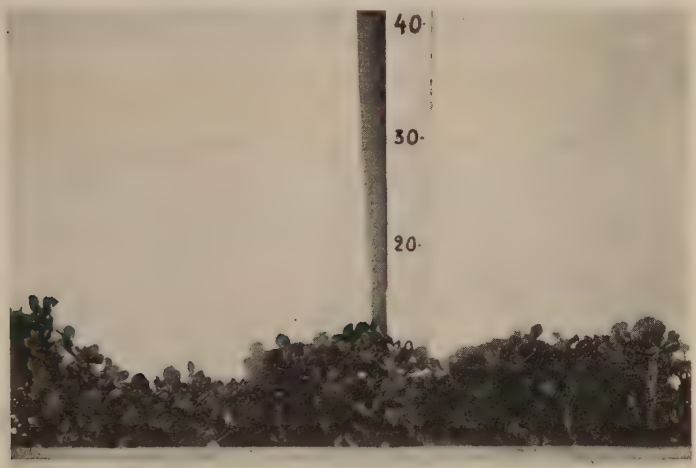


Fig. 29. — *Une lignée de plantes consanguines : faiblesse des plantes et hétérogénéité phénotypique* (homéostase)

Ce premier résultat semblait montrer que plus la partie ovule devenait homozygote, plus il était difficile en une génération de rétablir la vigueur hybride. Puisque chez une espèce autotétraploïde, un gamète apporte non pas un seul allélomorphe, mais deux, un gamète hétérozygote plus riche biochimiquement apportera une vigueur plus grande qu'un gamète homozygote. Comme l'écrit M. Valdeyron dans un commentaire de cette expérimentation : « Une lignée homogène ne sera donc pas seulement de vigueur faible ; elle sera aussi, obligatoirement, un mauvais géniteur pour la vigueur, donc pour le rendement (pour un niveau donné de vigueur favorable, bien entendu). »

Cette expérience et ces hypothèses méritaient une analyse plus approfondie.

Depuis nous avons pu constituer la série à peu près complète d'hétérozygotie : plantes autofécondées, populations, variétés synthétiques (provenant de polycross entre plusieurs familles issues d'autofécondation), top-cross, hybrides simples, hybrides trois-voies, hybrides doubles.

FIG. 30. — *Une population : vigueur moyenne, et hétérogénéité phénotypique*

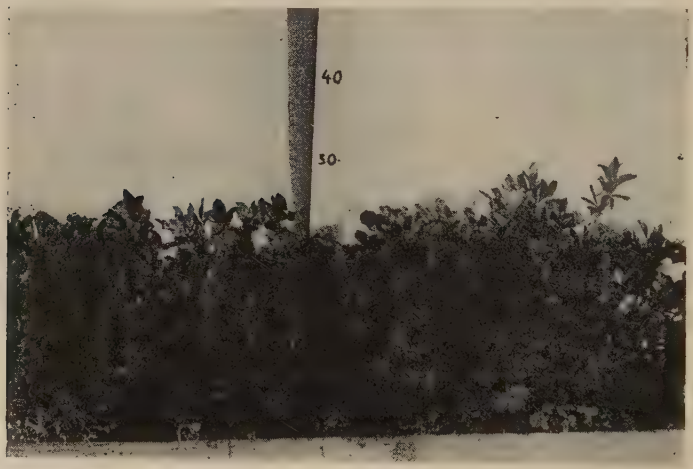


FIG. 31. — *Un hybride double : très bonne vigueur, homogénéité bien supérieure à celle des lignées (homéostase)*

Les principaux rendements que nous avons obtenus sont figurés dans les (deux parties du tableau 7) que nous n'avons pas voulu regrouper puisqu'ils sont issus de deux essais différents.

Deux autres essais réalisés dans des conditions à écologies différentes (Versailles : Essai 60-4 ; Lusignan : Essai 61) donnent des résultats identiques avec respec-

tivement une augmentation de 10,5 p. 100 et 14, 1 p. 100 des rendements moyens des hybrides doubles par rapport à ceux des hybrides simples.

Cet ensemble de données vient compléter nos premiers résultats et mettre en évidence le comportement assez spécial des autotétraploïdes en ce qui concerne la vigueur hybride : on remarquera en particulier l'augmentation des rendements moyens lorsqu'on passe aux hybrides trois-voies et ensuite aux hybrides doubles (fig. 29, 30, 31).

Ceci étant donné les conditions pédoclimatiques assez diverses de nos expérimentations, illustre très nettement les conclusions obtenues dans les paragraphes consacrés précédemment à une étude plus mathématique de la structure des génomes durant la phase d'hybridation.

TABLEAU 7

	Nature de la descendance en essai	Nombre de descendances	Rendement moyen	Rendement de la meilleure	Rendement de la moins bonne
Versailles Essai 58 C	Autofécondations	23	65,1	88,0	40,2
	Populations	2	100	100,5	99,5
	Hybrides synthétiques ...	8	92,3	109,0	76,6
	Top-cross	4	106,5	123,3	97,5
	Hybrides simples	45	105,0	137,9	74,6
	Hybrides trois-voies	31	109,0	138,9	82,3
Versailles Essai 21	Hybrides simples	29	105,0	135,5	69,1
	Hybrides doubles	45	112,9	144,8	73,0

Nous avions montré qu'après un certain nombre de générations successives d'autofécondation les hybrides simples étaient en majeure partie de structure duplex ou trigénique. Ex. un hybride simple entre 2 familles ayant 6 générations d'autofécondation a la structure suivante (maximum d'hétérogénéité possible de l'hybride simple : cas où les 2 parents n'ont pas d'allèles communs) :

Tétragéniques *abcd*	Trigéniques *aabc*	Duplex *aabb*
11,4 p. 100	44,8 p. 100	43,8 p. 100

Et pour 2 familles ayant 10 générations d'autofécondation :

Tètragéniques *abcd*	Trigéniques *aabc*	Duplex *aabb*
2 p. 100	27 p. 100	71 p. 100

La fabrication d'hybride doubles à partir de tels hybrides simples qui sont loin d'avoir manifesté leur potentialité maximum d'hétérozygotie va entraîner un glissement des structures vers les tétragéniques. C'est ainsi qu'on aura dans le premier exemple : hybride double construit avec deux hybrides simples issus de familles ayant six générations d'autofécondation

Tétragéniques	Trigéniques	Duplex
60,7 p. 100	34,4 p. 100	4,9 p. 100

ce qui donne une explication très nette des résultats obtenus expérimentalement.

Il est très probable d'ailleurs que chez les diverses lignées utilisées, ayant supporté un nombre d'autofécondations comparable, l'hétérogénéité génétique est distribuée statistiquement et que certains hybrides simples approchent plus ou moins de l'état hybride maximum (variation dans l'homozygotie des lignées). Dans le but d'analyser cette hypothèse nous avons fabriqué des hybrides doubles à partir d'hybrides simples de différentes valeurs.

Plus les rendements des deux hybrides simples utilisés étaient élevés moins l'hybride double correspondant manifestait un surcroît de vigueur. Une analyse des résultats enregistrés nous a menés à une corrélation inverse très significative entre le rendement de l'hybride double et la moyenne des rendements des hybrides simples parentaux (Versailles — La Cage 1957 à 1959)

TABLEAU 8

Moyenne des rendements des 2 parents hybrides simples	Hybride double correspondant
201	164
201	180
199	135
195	127
194	238
193	157
188	191
187	206
187	168
185	194
185	201
185	200
182	200
181	197
176	202
174	248
171	190
165	239
154	238
153	216
$r = -0{,}6542$	$n = 18$

L'hypothèse que les hybrides simples de bon rendement correspondent à une structure déjà très hétérozygote semble ici parfaitement valable. Il n'y a pas dans ce cas, grand intérêt à rechercher dans un hybride double une meilleure combinaison.

Par contre, les hybrides simples de valeur médiocre constituent d'excellents éléments à utiliser dans un programme d'hybridation double.

On retrouve d'ailleurs les mêmes éléments dans deux autres essais conduits en 1959 (Versailles — La Cage) et en 1961 (Lusignan — Le Chêne). L'ensemble des hybrides doubles obtenus par croisement entre les hybrides simples faibles a eu des ren-

dements toujours supérieurs à ceux des hybrides doubles issus d'hybrides simples forts.

TABLEAU 9

Année	1959	1961
Hybrides doubles issus d'hybrides simples faibles.....	105,0	92,8
Hybrides doubles issus d'hybrides simples de haut rendement....	77,5	80,1

Il faut noter ici, contrairement à ce que nous retrouverons plus loin, que ces hybrides simples faibles ou forts avaient pour origine des lignées dont les vigueurs étaient sensiblement comparables.

Cette luxuriance de certains hybrides, qu'ils soient simples ou plus fréquemment doubles, posait un problème pratique essentiel : dans la mesure où la vigueur reflétait une structure très hétérozygote, on devait craindre qu'elle soit un phénomène fugitif qui se verrait détruit au cours des générations ultérieures.

En effet, comme nous avons pu l'étudier, cette structure de la première génération est le point de départ d'un glissement de l'hybride vers un équilibre qui s'impose lentement. Ces remarques nous amènent donc à analyser la valeur d'une appréciation des rendements au cours des premières générations hybrides.

IV. — Valeur d'une sélection dès la F_1 et évolution du rendement des hybrides

Chez une plante allogame il est pratiquement très difficile de passer de la F_1 à la F_2 lorsqu'on manipule un très grand nombre de croisements. Pour chacun d'eux il est en effet nécessaire de s'entourer de grandes précautions d'isolement surtout lorsqu'il s'agit de petits lots de plantes : la moindre contamination prend alors une forte importance. Dans le cas des luzernes on admet qu'un isolement de 3 à 400 mètres donne une bonne sécurité. La multiplication de chaque croisement élimine donc toute culture de luzerne dans une surface d'environ 4 hectares et ceci pendant deux ans au minimum. Le nombre de passages à la F_2 qu'on peut utiliser est donc inévitablement très limité (10 à 12 dans nos conditions actuelles). L'efficacité de la sélection sur la F_1 doit donc être portée à son maximum.

Le classement des meilleurs hybrides simples dans les essais de rendements à la F_1 peut être dû à plusieurs causes :

1) Le croisement a été effectué entre des familles qui n'avaient subi qu'une assez légère consanguinité, l'hybride est donc dès la F_1 de structure assez avancée vers le stade tétragénique et manifestera par conséquent une bonne vigueur.

Par contre, les générations ultérieures de multiplication d'un tel hybride ne doivent apporter qu'une diminution de la vigueur et n'offrent qu'un intérêt secon-

daire dans un travail d'amélioration des rendements. Ceci nous amène à une justification supplémentaire de l'utilisation d'une consanguinité assez poussée pendant la première phase du programme de sélection.

2) Le croisement a été réalisé entre des familles soumises à l'autofécondation pendant un nombre de générations assez élevé, mais on est tombé fortuitement sur deux géniteurs qui sont restés assez fortement hétérogènes. L'hybride garde alors le même type de constitution que dans le cas précédent et on doit retrouver les mêmes difficultés au cours des multiplications.

3) La constitution de l'hybride simple est comme on peut le prévoir à dominance duplex, trigénique, mais les combinaisons alléliques des 2 géniteurs ont par chance été parfaitement équilibrées ou complémentaires (on peut dire qu'il y a eu très bonne aptitude particulière à la combinaison) et l'hybride a donc un très bon comportement dans nos essais de rendement. Puisque structuralement les plantes de ce type n'ont pas encore atteint leur hétérozygotie maximum, on peut espérer qu'elles vont, au cours des multiplications en panmixie, poursuivre leur évolution vers un état d'équilibre caractérisé par un niveau d'hétérogénéité plus élevé à la condition que dans cette panmixie participe un nombre d'allèles suffisant.

4) Un dernier cas, doit encore être envisagé, ce serait celui d'un hybride entre deux familles ayant déjà cumulé de nombreux facteurs du rendement qui joueraient un rôle non négligeable dans le bon classement de l'hybride : dans ce cas la descendance au cours des multiplications doit sensiblement garder le bon niveau acquis par la F_1.

Nous avions à ce sujet constaté que des hybrides simples issus de lignées vigoureuses avaient un niveau de rendement de 25 à 38 p. 100 supérieur à celui d'hybrides simples issus de lignées faibles.

Deux hypothèses explicatives pouvaient être envisagées :

— les lignées vigoureuses pourraient être statistiquement plus hétérozygotes que les autres. Dans ce cas l'hybride simple issu de leur croisement comprendrait une proportion relativement élevée de tri et tétragéniques ce qui expliquerait son haut rendement.

— Les lignées vigoureuses possèdent effectivement des éléments dominants ou homozygotes qui sont des facteurs favorables du rendement .

Une expérience simple permet d'opter pour l'une ou l'autre de ces deux hypothèses : elle a été réalisée de 1960 à 1962. Elle consiste à faire des hybrides doubles à partir des hybrides simples de lignées faibles, et des hybrides doubles à partir des hybrides simples plus vigoureux issus de lignées fortes.

Les résultats portant sur 500 plantes de chaque type. (50 plantes de 10 hybrides doubles) ont été analysés et donnent un gain de rendement très significatif de 30,1 p. 100 en faveur des hybrides doubles issus d'hybrides simples entre lignées fortes.

On peut difficilement expliquer ici une telle différence par une structure plus hétérogène d'un type d'hybride double. Le maintien de cet avantage de 30 p. 100 semble un argument de poids pour l'hypothèse de la possibilité d'une « fixation » de facteurs du rendement dans les lignées vigoureuses. Ces facteurs se retrouveraient évidemment chez les hybrides simples et encore chez les hybrides doubles.

Il faut cependant noter que la corrélation négative citée plus haut entre les rendements des hybrides simples et ceux des hybrides doubles correspondants indique

que lorsqu'on ne choisit pas les lignées de départ spécialement pour leur vigueur, la fixation de facteurs du rendement reste peu importante.

D'une manière générale donc la sélection des meilleurs hybrides simples à la F_1 n'est pas totalement effective elle peut amener à « sortir » des éléments qui se montreront décevants par la suite. L'efficacité d'une telle sélection est en fait nettement liée aux importances relatives de la dominance et de la superdominance, les hybrides les plus prometteurs étant ceux qui seraient bien classés en F_1 par leurs combinaisons géniques et par action de la dominance et qui, au cours des multiplications F_2 F_3, etc., continueront à gagner en vigueur par une intervention plus marquée de la superdominance.

Dans la pratique de l'amélioration de la luzerne, il est nécessaire de prévoir trois générations de multiplication pour obtenir un volume de semences commercialisable.

Le sens d'évolution au passage de la F_1 à la F_2 est seul essentiel puisqu'il apparaît que la fonction d'évolution est continue et monotone.

Nous n'avons jusqu'ici qu'un nombre restreint de résultats expérimentaux dans ce domaine, il faut en effet deux années pour tester les F_1, deux années pour multiplier celles qui ont été retenues et deux années pour avoir les résultats d'essai sur F_2.

Le critère utilisé n'a pas été dans le tableau de résultats, le rendement annuel, mais simplement la quantité de matière sèche produite après un mois. Les descendances qui suivent ont été cultivées en milieu artificiel sur un mélange mi-sable mi-terreau de feuilles avec alimentation en eau deux fois par jour, éclairage continu (tubes fluorescents phytorel) pour éviter les différences de réaction à la longueur du jour (croissance différente en jours courts). Le dispositif statistique utilisé a été l'essai blocs randomisés à 4 répétitions.

TABLEAU 10

Nom de l'hybride	F_1	F_2	F_3
Pin	56	41	45
Gof	42	40	33
Min	33	37	49
Que	50	48	—
Lev	39	48	—
Gra	28	43	—
Clo	43	44	—
Poi	46	52	—

Plus petite différence significative 5,6.

Ces résultats bien que trop peu nombreux sont cependant suffisamment significatifs du comportement bien particulier des tétraploïdes :

— En particulier la moyenne des F_2 est légèrement supérieure à celle des F_1 et n'a pas du tout subi cette dévaluation de 20 à 30 p. 100 qui caractérise les plantes diploïdes.

— D'autre part comme on devait l'attendre un resserrement des rendements extrêmes s'est produit en passant de la F_1 à la F_2.

— L'étude des évolutions individuelles de ces 8 multiplications nous montre qu'il n'est pas absurde d'espérer trouver dans les bons hybrides des éléments qui maintiendront leur rendement pendant la phase de multiplication. On doit cependant noter que la sélection sur la F_1 ne doit pas être trop étroite.

— D'autres résultats de multiplication de variétés synthétiques nous avaient donné des rendements non significativement différents entre trois générations de multiplication. Dans ce cas l'analyse génétique devient plus complexe mais il n'est pas douteux que des mêmes phénomènes soient en jeu.

Cette première série d'expérimentations est complétée chaque année par des informations complémentaires. Elle vérifie de manière suffisammment nette les principales conclusions obtenues de manière plus théorique dans les paragraphes précédents.

Nous avons poursuivi, en particulier, sur des parcelles d'essai de 5 m² la comparaison des F_2 et F_3. Les dispositifs utilisés étaient des carrés latins 6 × 6 implantés à Lusignan (Le Chêne 1961) et à Dijon (1961). Il est évidemment regrettable que de tels essais n'aient pu contenir des F_1 mais il est pratiquement impossible d'obtenir des quantités de semences F_1 suffisantes pour les installer sur de telles surfaces.

L'intérêt de ces parcelles provient du fait que la tendance d'évolution F_1 et F_2 dans les quantités de matière sèche produite après un mois en conditions de culture artificielle, se retrouve sensiblement dans les rendements annuels en matière verte.

TABLEAU II

Nom de l'hybride	Production à 1 mois			Production annuelle en parcelles	
	F_1	F_2	F_3	F_2	F_3
Gof	42	40	33	75,1	75,1
Que	50	48		98,5	100,9
Clo	43	44		87,2	80,4
Poi	46	52		88,5	103,2
Plus petite différence significative	5,6			7,2	

Cet ensemble nous a permis d'éclaircir la plupart des difficultés qui se présentaient dans un programme d'amélioration rationnelle des luzernes cultivées.

Il permet en outre d'apporter une réponse à ce problème que posait comme une hypothèse H. L. Carnahan lors de la 7e conférence sur l'amélioration des luzernes (Saskatoon juin 1960) : « Dans un autotétraploïde, des interactions non alléliques peuvent sensiblement contribuer à un écart par rapport à la performance prévue d'un croisement trois-voies ou d'un croisement double. Supposons que les 3 voies ou l'hybride double rendent significativement mieux que les hybrides simples faits à partir de séries de lignées autoploïdes, alors, même en l'absence de dominance, nous

aurions de fortes raisons de considérer comme réelle l'hypothèse d'allèles multiples et divers formant une base solide de la vigueur des autotrétraploïdes et de leur supériorité sur les diploïdes. Parallèlement ce fait aurait alors à être pris en considération pour la sélection des autopolyploïdes. »

CONCLUSION

L'ensemble de ce travail nous montre à quel point nous sommes loin d'avoir trouvé des méthodes absolument rationnelles pour la manipulation génétique des organismes polyploïdes.

Beaucoup de directions de recherches restent ouvertes. Parmi celles qui sont les plus prometteuses, nous ne pouvons omettre les études à faire sur l'utilisation d'une génétique des fragments chromosomiques pour l'analyse de l'hérédité des caractères quantitatifs. L'expérimentation dans ce domaine doit évidemment être étudiée et conduite avec beaucoup de soin. Les tétraploïdes ne sont un matériel de choix que pour l'étude des interactions entre allèles homologues. Lorsqu'on cherchera à mettre en évidence des effets d'épistasie, il sera bien préférable de s'adresser aux diploïdes.

En ce qui concerne l'étude de l'évolution des différentes générations de multiplications à partir d'une structure génétique définie, nos résultats ne sont encore que très partiels, mais une expérimentation assez large est en cours et devrait d'ici quelques années apporter de nombreux éléments.

La principale difficulté rencontrée dans l'étude expérimentale provient de la lenteur d'obtention des résultats. On peut, à ce sujet, critiquer le matériel végétal utilisé : la luzerne cultivée ne donne une pleine floraison que dans sa deuxième année : l'obtention d'une famille ayant subi 6 générations d'autofécondation nécessite donc 12 années de travail, après quoi chaque génération de multiplication en panmixie demande à son tour deux années. Il serait évidemment beaucoup plus rationnel de rendre artificiellement tétraploïde un végétal à cycle de reproduction très court. L'inconvénient de ce choix réside dans la difficulté d'obtention par la colchicine d'un autotétraploïde bien stabilisé et à méiose régulière.

Si nous avons conservé la luzerne, c'est avant tout parce que les problèmes d'amélioration de cette plante avaient été à la source des développements théoriques. Le rendement de cette plante fourragère pour laquelle aucune maladie ne constitue sous nos conditions un facteur limitant du rendement, est un bon critère de la vigueur végétative, donc une bonne mesure de l'hétérosis ; le travail d'analyse trouvait donc immédiatement une application pratique. Enfin, la luzerne présentait l'avantage d'être une plante dont nous connaissions parfaitement les possibilités de manipulations pratiques, ce qui nous permettait de mettre en évidence avec précision les différences quantitatives entre plantes.

Pour l'instant l'ambition de ces quelques pages est simplement d'augmenter l'efficacité de la sélection en analysant un peu la mécanique génétique et en permettant au sélectionneur de prévoir les effets structuraux des opérations qu'il effectue sur les organismes tétraploïdes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON V. L., KEMPTHORNE O., 1954. A model for the study of quantitative inheritance. *Genetics*, **39**, 883-889.

BENNETT J. H., 1953. Junctions in inbreeding. *Genetica*, **26**, 392-406.

BENNETT J. H., 1954. Panmixia with tetra and hexasomic inheritance. *Genetics*, **39**, 150-158.

BONCIARELLI F., 1960. Su alcuni accorgimenti per ridurre il tasso di autogamia nell'erba medica. *Ann. Fac. Agrar. Univ. Perugia*, **15**.

CARNAHAN H. L., 1960. Some theoretical considerations of the consequences of multiple alleles in relation to inbreeding and testing procedures in auto polyploids. *Rep. 7th Alfalfa Impr. Cong.*, 19-22.

CASTLE W. E., 1946. Genes which divide species or produce hybrid vigor. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.*, **32**, 145-149.

CLAUSEN J., KECK D. D., HIESEY W. M., 1945. Experimental studies on the nature of species. II Plant evolution through amphiploidy and autoploidy with example from the Madiineae. *Carnegie Inst. Washington, Publi.* 564, 174 p.

COMSTOCK R. E., Estimation of average dominance of genes. In : *Heterosis*. Gowen.

CROW J. F., 1952. Dominance and overdomiance. In : *Heterosis*, Gowen, 282-297.

GUENOT L., 1936. *L'espèce*. Paris, Doin, 310 p.

DARLINGTON C. D., 1937. *Recent advances in cytology*. London, Churchill., 2e ed., 671 p.

DARLINGTON C. D., WYLIE A. P., 1956. *Chromosome Atlas of flowering plants*. London, Allen and Unwin, 519 p.

DEMARLY Y., 1958. Contribution à l'étude des tétraploïdes. *Ann. Genet.* **1**, 25-39.

DEMARLY Y., 1957. Principaux aspects de la sélection des luzernes à la Station centrale d'Amélioration des Plantes de Versailles. *Ann. Amélior. Plantes*, **3**, 273-286.

DESSUREAUX L., 1960. Analysis of continuous variation in autotetraploid. *Rep. 7th Alfala Impr. Conf.*, 16-18.

DESSUREAUX L., 1959. Introduction to the autotetraploid diallel. *Canad. J. Genet. Cytol.*, **1**, 94-101.

DICKINSON A. G., J. L. JINKS., 1956. A generalized analysis of diallel Crosses. *Genetics*, **41**, 65-78.

EAST E. M., 1936. Heterosis. *Genetics*, **21**, 375-397.

ESSAD S., 1957. La polyploïdie et ses aspects évolutifs en relation avec l'amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, 199-226.

FISHER R. A., *The genetical theory of natural selection*. Clarendon, Oxford.

FISHER R. A., 1949. *The theory of inbreeding*. Oliver and Boyd, London.

GEIRINGER H., 1949. Chromatid segregation of the tetraploids and hexaploids. *Genetics*, **34**, 665-684.

HALDANE J. B. S., 1930. Theoretical genetics of autopolyploids. *J. Genet.*, **22**, 359-372.

HALDANE J. B. S., 1952. *The biochemistry of genetics*. George Allen and LTD, London. (Traduction : Biochimie et Génétique, Ph. LHERITIER et N. PLUS, Presses Universitaires de France.)

HAYMAN B. I., 1957. Interaction, heterosis and diallel crosses. *Genetics*, **42**, 336-355.

HOGBEN L., 1946. *An introduction to mathematical genetics*. Norton, New York.

HUXLEY J., HARDY A. C., FORD E. B., 1954. *Evolution as a process*. Allen and Unwin, London.

JONES D. F., 1945. Heterosis resulting from degenerative changes. *Genetics*, **30**, 527-542.

JULEN G., 1949. Clover and timothy breeding; breeding of red and Alsike clover. *Hereditas*, suppl., 44-45.

KEMPTHORNE O., 1955. The correlation between relatives in a simple autotetraploid population. *Genetics*, **40**, 168-174.

LAMOTTE M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepea nemoralis*. Thèse, Paris. *Bull. Biol. Fr. et Bel.* suppl. 35.

LAMOTTE M., 1952. Le rôle des fluctuations fortuites dans la diversité des populations naturelles de *Cepea nemoralis* (L). *Heredity*, **6**, 333-343.

LERNER I. M., 1954. *Genetic homeostasis*. Oliver and Boyd. London.

LERNER I. M., 1958. *The genetic basis of selection*. Wiley, New York.

LEVAN A., 1942. Plant breeding by the induction of polyploidy and some results in clover. *Hereditas*, **28** 245-246.

L'HÉRITIER Ph., 1934. Génétique et évolution. Analyse de quelques études mathématiques sur la sélection naturelle. *Actual. scient. et ind*, Hermann et Cie, Paris.

L'HÉRITIER Ph, 1937. Étude de variations quantitatives au sein d'une espèce : *Drosophila melanogaster* Meig. *Arch. Zool. Exp.*, **78**, 255-356.

L'HÉRITIER Ph., 1954. Traité de génétique. Tome II : *La génétique des populations*. Presses Universitaires de France.

LITTLE T. M., 1945. Gene segregation in autotetraploids. *Bot. Rev.*, **11**, 60-85.

LITTLE T. M., 1958. Gene segregation in autotetraploids II. *Bot. Rev.*, **24**, 318-319.

MALECOT G., 1945. La diffusion des gènes dans une population mendélienne. *C. R. Acad. Sci.*, **221**, 340-342.

MALECOT G., 1948. *Les mathématiqves de l'hérédité.* MASSON et Cie, Paris.

MATHER K., 1935. Reductional and equational separation of the chromosome in bivalents and multivalents. *J. Genet.*, **30**, 53-78.

MATHER K., 1936. Segregation and linkage in autotetraploids. *J. Genet.*, **32**, 287-314.

MATHER K., 1949. *Biometrical genetics.* Methuen, London.

MAYER R., VINCENT A. ECOCHARD R., 1951. Les populations françaises de Luzerne. *Ann. Amélior. Plantes*, 210-255.

MÉRAT Ph., 1959. Quelques applications du calcul matriciel à l'inbreeding pour les gènes liés du sexe. *Ann. Génét.*, **1**, 2, 69-82.

MUNTZIG A., 1951. Cytogenetic properties and practical value of 4 *n* rye. *Hereditas*, **37**, 17-84.

MYERS W. M., 1945. Meiosis in autotetraploid *Lolium perenne* in relation to chromosomal behaviour in autopolyploids. *Bot. Gaz.*, **108**, 304-316.

MYERS W. M., 1947. Cytology and genetics of forage grasses. *Bot. Rev.*, **13**, 319-421.

MYERS W. M., 1948. Studies on the origin of *Dactylis glomerata.* *Genetics*, **33**, 117.

QUINBY J. R., KARPER R. E., 1946. Heterosis in sorghum resulting from the heterozygous condition of a single gene that affects duration of growth. *Amer. J. Bot.*, **33**, 716-721.

RANDOLPH L. F., 1941. An evaluation of induced polyploidy as a method of breeding crop plants. *Amer. Nat.*, **75**, 347-363.

RANDOLPH L. F., 1942. The influence of hetezozygosis on fertility and vigor in autotetraploid maize. *Genetics*, **27**, 163-169.

RENIER Q., 1956. Application du calcul matriciel à la génétique des populations. *Ann. Inst. Exp. Tabac Bergerac*, **2**, 165-231.

SAKAI K., 1955. Competition in plants and its relation to selection. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **20**, 137-157.

SCHNELL F. W., Vererbungsanalysen bei quantitativer Merkmalsvariation. In : Kappert H., und Rudorf, W : *Handbuch der Pflanzenzüchtung*, 2 supl. Verlag Paul Parey, Berlin.

SEYFFERT W., 1959. Theoretische Untersuchungen über die Zusammensetzung tetrasomer Populationen. II. Selbstbefruchtung. *Z. Vererbungslehre*, **90**, 356-374.

SEYFFERT W., 1960. Theoretische Untersuchungen über die Zusammensetzung tetrasomer Populationen I. Panmixie. *Biom. Zeits.*, II, 1-44.

STEBBINS G. L., 1947. Types of polyploids : their classification significance. *Adv. Genetics*, **1**, 403-429.

SRB A. M., OWEN R. D., 1952. *Generalgenetics.* Freeman, San Francisco.

TEISSIER G. 1944. Equilibre des gènes léthaux dans les populations stationnaires panmictiques. *Rev. sci.*, **82**, 145-1459.

TEISSIER G., 1954 *a*. Sélection naturelle et fluctuation génétique. *C. R. Acad. Sci*, **238**, 1929-1931.

TEISSIER G., 1954 *b*. Conditions d'équilibre d'un couple d'allèles et supériorité des hétérozygotes. *C. R. Acad. Sci.*, **238**, 621-623.

VALDEYRON G., 1960. *Cours de Génétique.*

WRIGHTS S., 1938. The distribution of gene frequencies in populations of polyploids. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **24**, 372-377.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

ASPECT GÉNÉTIQUE DE LA COMPÉTITION ENTRE PLANTES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 8 mai 1963

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 13-9-1963.

Dépôt légal : 3e trimestre 1963. *N° d'impression : 676.*